

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Obor: Biologie



Vít Sýkora

Habitatové přesuny do vodního prostředí a zpět na souš v evoluci

brouků

Habitat shifts to aquatic environment and back to dry land in the evolution of Coleoptera

Bakalářská práce

Školitel: Mgr. Martin Fikáček, Ph.D.

Praha, 2013

Poděkování

Chtěl bych poděkovat především svému školiteli Martinu Fikáčkovi za jeho velkou trpělivost a ochotu. Dále bych rád poděkoval všem, kteří mě při zpracování této práce podporovali.

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval samostatně a že jsem uvedl všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze 16. 5. 2013

Vít Sýkora

| | |
|---|-----------|
| Abstrakt..... | 5 |
| 1. Úvod..... | 6 |
| 2. Adephaga..... | 7 |
| 2.1. Fylogeneze..... | 7 |
| 2.2. Obývané habitaty..... | 7 |
| 2.3. Habitatové přesuny..... | 9 |
| 3. Myxophaga..... | 12 |
| 3.1. Fylogeneze..... | 12 |
| 3.2. Obývané habitaty..... | 13 |
| 3.3. Habitatové přesuny..... | 14 |
| 4. Polyphaga..... | 15 |
| 4.1. Fylogeneze..... | 15 |
| 4.2. Habitatové přesuny podřádu Polyphaga..... | 15 |
| 4.3. Hydrophiloidea..... | 16 |
| 4.3.1. Fylogeneze..... | 16 |
| 4.3.2. Obývané habitaty..... | 17 |
| 4.3.3. Habitatové přesuny..... | 19 |
| 4.4. Byrrhoidea..... | 22 |
| 4.4.1. Fylogeneze..... | 22 |
| 4.4.2. Obývané habitaty..... | 22 |
| 4.4.3. Habitatové přesuny..... | 24 |
| 4.5. Staphylinoidea..... | 26 |
| 4.5.1. Fylogeneze čeledi vodenovití..... | 26 |
| 4.5.2. Obývané habitaty čeledi vodenovití..... | 26 |
| 4.5.3. Habitatové přesuny v čeledi vodenovití..... | 27 |
| 4.6. Scirtoidea..... | 28 |
| 4.7. Habitatové přesuny dalších skupin Polyphaga..... | 28 |

| | |
|--|-----------|
| 5. Adaptace..... | 29 |
| 5.1. Adaptace akvatických brouků..... | 29 |
| 5.2. Adaptace sekundárně terestrických brouků..... | 30 |
| 5. Speciální habitaty..... | 31 |
| 7. Závěr..... | 34 |
| 8. Přehled literatury..... | 35 |

ABSTRAKT

Řád brouci (Coleoptera) zahrnuje jak terestrické, tak akvatické druhy. Původní pro celý řád i všechny čtyři podřády (Archostemata, Myxophaga, Adephaga a Polyphaga) je terestrický způsob života. K přesunům do akvatického prostředí došlo u všech podřádů brouků s výjimkou podřádu Archostemata. U podřádů Myxophaga a Adephaga došlo pravděpodobně k jedinému přechodu do vodního prostředí, v rámci podřádu Polyphaga proběhl přesun do vodního prostředí několikrát opakovaně. K několikanásobným sekundárním přesunům zpět do terestrického prostředí došlo v podřádech Adephaga, Myxophaga i Polyphaga. V mnoha skupinách nejsou však doposud známy přesné fylogenetické vztahy či přesné habitatové nároky dospělců a larev. Z tohoto důvodu nelze evoluci habitatových přesunů v mnoha skupinách prozatím spolehlivě rekonstruovat.

Klíčová slova: Coleoptera, habitatové přesuny, vodní prostředí, terestrické prostředí, evoluce, fylogeneze, biodiverzita, morfologie, adaptace

ABSTRACT

The order Coleoptera (beetles) includes both terrestrial and aquatic species. The whole order as well as all four suborders (Archostemata, Myxophaga, Adephaga and Polyphaga) are ancestrally terrestrial. Habitat shifts occurred in all suborders except Archostemata. A single shift to aquatic environment is probable in Myxophaga and Adephaga, multiple independent shifts from aquatic to terrestrial environments took place in Polyphaga. Multiple secondary habitat transitions back to terrestrial life style occurred in Adephaga, Myxophaga and Polyphaga. However, phylogenetic relationships and/or detailed habitat requirements of adults and larvae are still unknown for many groups. That is why a reliable reconstruction of the evolution of habitat transitions between aquatic and terrestrial environment is still impossible in many cases.

Key words: Coleoptera, habitat shifts, aquatic environment, terrestrial environment, evolution, phylogeny, biodiversity, morphology, adaptation

1. ÚVOD

Řád brouci (Coleoptera) je s více než 350 000 popsanými druhy nejpočetnější živočišnou skupinou (Grimaldi & Engel, 2005). V rámci systému hmyzu (třída Insecta) patří do skupiny Endopterygota (hmyz s proměnou dokonalou), která je charakterizována nepřítomností vnějších základů křídel a genitálií, přítomností stemmat a stádiem kukly. Monofýlie řádu brouci je podporována několika autapomorfiemi, mezi které patří například přední křídla přeměněná v krovky, prognátní hlava či kompletně redukovaný první zadečkový článek (Beutel, 2005). Řád brouci se dále dělí do čtyř podřádů: Archostemata, Myxophaga, Adephaga a Polyphaga.

Vodní skupiny se vyskytují v každém podřádu brouků s výjimkou Archostemata. Vodní brouci obývají široké spektrum vodních habitatů. Kromě obvyklých typů stojatých a tekoucích vod se vyskytují například v hygropetrických habitatech, podzemních vodách, fytotelmách či horkých pramenech. V souvislosti s životem ve vodním prostředí došlo u brouků k vzniku různých adaptací, mezi které patří například hydrofobní ochlupení, trichobothrie či plovací chloupky na nohách. Tyto adaptace byly poté často ztraceny u skupin, jež vodní prostředí opět opustily.

Pro řád brouci je původní terestrický styl života. V evoluci brouků došlo k přesunům do vodního prostředí a případným opětovným návratům do terestrického prostředí především u mnoha taxonů podřádu Polyphaga (např. Hydrophiloidea, Byrrhoidea).

Tato práce shrnuje doposud známé poznatky o přesunech mezi habitaty v rámci jednotlivých podřádů řádu brouci. Detailně jsou rozebrány skupiny Adephaga, Myxophaga, Hydrophiloidea a Byrrhoidea. Mimo to jsou zmíněny i některé méně obvyklé habitaty, ve kterých se vodní či sekundárně terestrickí brouci vyskytují. Dále jsou zmíněny některé důležité adaptace pro život v akvatických nebo sekundárně obývaných terestrických habitatech. Použitý systém jednotlivých podřádů se řídí systémem použitým v *Handbook of Zoology* (Beutel & Leschen, 2005).

Cílem práce je s využitím dostupné literatury shrnout poznatky o obývaných habitatech akvatických skupin a habitatových přesunech v rámci podřádů Myxophaga, Adephaga a Polyphaga.

2. ADEPHAGA

2.1. Fylogeneze

Podřád Adephaga, pro nějž je charakteristický dravý způsob života většiny larev i dospělců, zahrnuje přibližně 36 000 popsáných druhů brouků, což z něj dělá druhý největší podřád v rámci brouků. Monofýlie Adephaga je podporována jak morfologickými (Lawrence *et al.*, 2011), tak molekulárními znaky (Hunt *et al.*, 2007). Podřád Adephaga obsahuje 11 čeledí, přičemž tři jsou terestrické (střevlíkovití - Carabidae, Trachypachidae a Rhysodidae) a osm akvatických (vírníkovití - Gyrinidae, potápníkovití - Dytiscidae, plavčíkovití - Haliplidae, Amphizoidae, Aspidytidae, Meruidae, Noteridae a Hygrobiidae). Dle habitatové preference se podřád tradičně dělí do dvou skupin: terestrických Geadephaga a akvatických Hydradephaga. Fylogenetické studie přichází s několika různými hypotézami o členění na Geadephaga a Hydradephaga. Členění na dvě monofyletické skupiny Hydradephaga a Geadephaga je podporováno převážně analýzami založenými na molekulárních datech (například Ribera *et al.*, 2002; Hunt *et al.*, 2007; Balke *et al.*, 2008). Analýzy založené na morfologii navrhuji jiné členění. Některé považují vírníkovité za sesterský taxon vůči zbytku podřádu Adephaga (Beutel *et al.*, 2006, 2008), což by znamenalo, že Hydradephaga nejsou monofyletickou skupinou. Studie Lawrence *et al.* (2011) naopak přichází s hypotézou, že monofyletičtí Hydradephaga jsou vnitřní skupinou Geadephaga. Klíčové pro určení počtu habitatových přesunů v podřádu Adephaga je tím pádem otázka, zda je skupina Hydradephaga monofyletická či není, a tedy především fylogenetická pozice vírníkovitých a plavčíkovitých.

2.2. Obývané habitaty

Geadephaga. Larvy i dospělci všech tří čeledí skupiny Geadephaga jsou terestrické, mnoho druhů se však vyskytuje ve vlhkých habitatech. Rhysodidae se vyskytují ve vlhkých lesích, kde se živí na houbách a hlenkách, které rostou na tlejícím dřevě (Beutel, 2005). Střevlíkovití žijí ve všech typech terestrických habitatů, někteří i v takových biotopech jako jsou jeskyně (Arndt *et al.*, 2005). Přesto je poměrně dost druhů střevlíků žijících na březích vod a někteří žijí dokonce obojživelně a potápějí se při lovu potravy či pokud hledají úkryt. Příkladem je střevlík lužní (*Carabus clathratus* Linnaeus, 1761) nebo *Oodes helopioides* Fabricius, 1792 (Jäch & Balke, 2008). Larvy a dospělci čeledi Trachypachidae žijí převážně v listovém opadu

s písčným či štěrkovým podkladem nebo v deštných pralesích, ovšem ve všech případech terestricky (Arndt & Beutel, 2005).

Amphizoidae. Larvy a dospělci čeledi Amphizoidae žijí mezi naplavenými větvemi nebo mezi ponořenými kořeny v tekoucích vodách a nejsou schopny plavat (Edwards, 1954).

Noteridae. Larvy i dospělci čeledi Noteridae jsou akvatické a mohou se například pohybovat po ponořených cévnatých rostlinách, zahrabávat se v substrátu (Leech & Chandler, 1968; podle Dettnera, 2005), nebo se vyskytují v nárostech vláknitých řas (Young, 1985). V čeledi Noteridae se vyskytují druhy s pokročilými plovacími schopnostmi (simultánní pohyb zadních a prostředních nohou) (např. rod *Noterus* Clairville, 1806). Dále se v čeledi Noteridae vyskytují i rody jejichž schopnosti plavání jsou primitivní (tenké nohy pohybující se střídavě) (např. rod *Notomicrus* Sharp, 1882) (Ribera *et al.*, 2002b). Druh *Notomicrus josiahi* Miller, 2013 se vyskytuje např. v naplaveném listí na okrajích potoků (Miller, 2013). Rod *Phreatodytes* Uéno, 1957 žije v podzemních vodách a na rozdíl od ostatních druhů Noteridae není schopen plavat (Kato *et al.*, 2010).

Vírníkovití, Gyrinidae. Dělí se na dvě podčeledi (Spanglerogyrinae a Gyrininae), mají rovněž akvatické larvy i dospělé. Jediný druh podčeledi Spanglerogyrinae (*Spanglerogyrus albiventris* Folkerts, 1979) se vyskytuje mezi kořeny visícími do vody v zastíněných místech na okrajích potoků (Folkerts, 1979). Dospělci druhů podčeledi Gyrininae obývají jak stojaté tak tekoucí vody, ovšem pouze místa se slabým či žádným proudem (Beutel & Roughley, 2005). Vzhledem ke své specializované morfologii jsou skvělými hladinovými plavci.

Hygrobiiidae. Zástupci druhově chudé čeledi Hygrobiiidae žijí v bahně a detritu rybníků (Dettner, 2005). Na dnech rybníků jsou schopni pomocí předních nohou hrabat a navíc jsou i dobrými plavci (Ribera *et al.*, 2002b; Alarie *et al.*, 2004).

Plavčíkovití, Haliplidae. Žijí buď ve stojatých, nebo dobře okysličených pomalu tekoucích vodách, nejsou schopni rychlého plavání. Namísto toho se pohybují mezi vodními rostlinami a to především u okrajů vodních ploch (van Vondel, 2005).

Meruidae. Jediný druh nedávno popsáné čeledi Meruidae (*Meru phyllisae* Spangler & Steiner Jr., 2005) z Venezuely obývá průsaky či hygropetrické habitaty, kde voda pomalu stéká po skalním podkladu. Vzhledem k absenci struktur, jako jsou např. plovací chloupky, není *Meru* Spangler & Steiner Jr., 2005 uzpůsoben k plavání (Spangler & Steiner Jr., 2005). Larvy se

vyskytují rovněž v mělkých průsacích s hustým porostem řas a nejsou přizpůsobeny k plavání (Alarie *et al.*, 2011).

Aspidytidae. Čeleď Aspidytidae je tvořena pouze dvěma druhy. Oba dva druhy, z nichž jeden je z Jižní Afriky (*Aspidytes niobe* Ribera *et al.*, 2002) a druhý z Číny (*Aspidytes wrasei* Balke *et al.*, 2003), se vyskytují v hygropetrických habitatech s porostem řas. Larvy obývají stejný habitat a stejně jako dospělci nejsou schopni plavat (Ribera *et al.*, 2002b; Alarie & Bilton, 2005).

Potápníkovití, Dytiscidae. Zástupci této čeledi osídlily nejrozumnější typy vodního prostředí. Kromě stojatých a tekoucích vod (někteří zástupci žijí i ve vodách s vysokou salinitou) se vyskytují například ve fytotelmách bromélií, hygropetrických habitatech (například druh *Petrodessus conatus* Miller, 2012: Miller, 2012) nebo v podzemních pramenech (například druh *Psychopomporus felipi* Jean *et al.*, 2012: Jean *et al.*, 2012). Pět druhů dokonce obývá terestrické prostředí (rody *Terradessus* Watts, 1982, *Typhlodessus* Brancucci, 1985 a *Geodessus* Brancucci, 1979) a byly sbírány v listovém opadu (Balke & Hendrich, 1996; Brancucci & Hendrich, 2010).

2.3. Habitatové přesuny

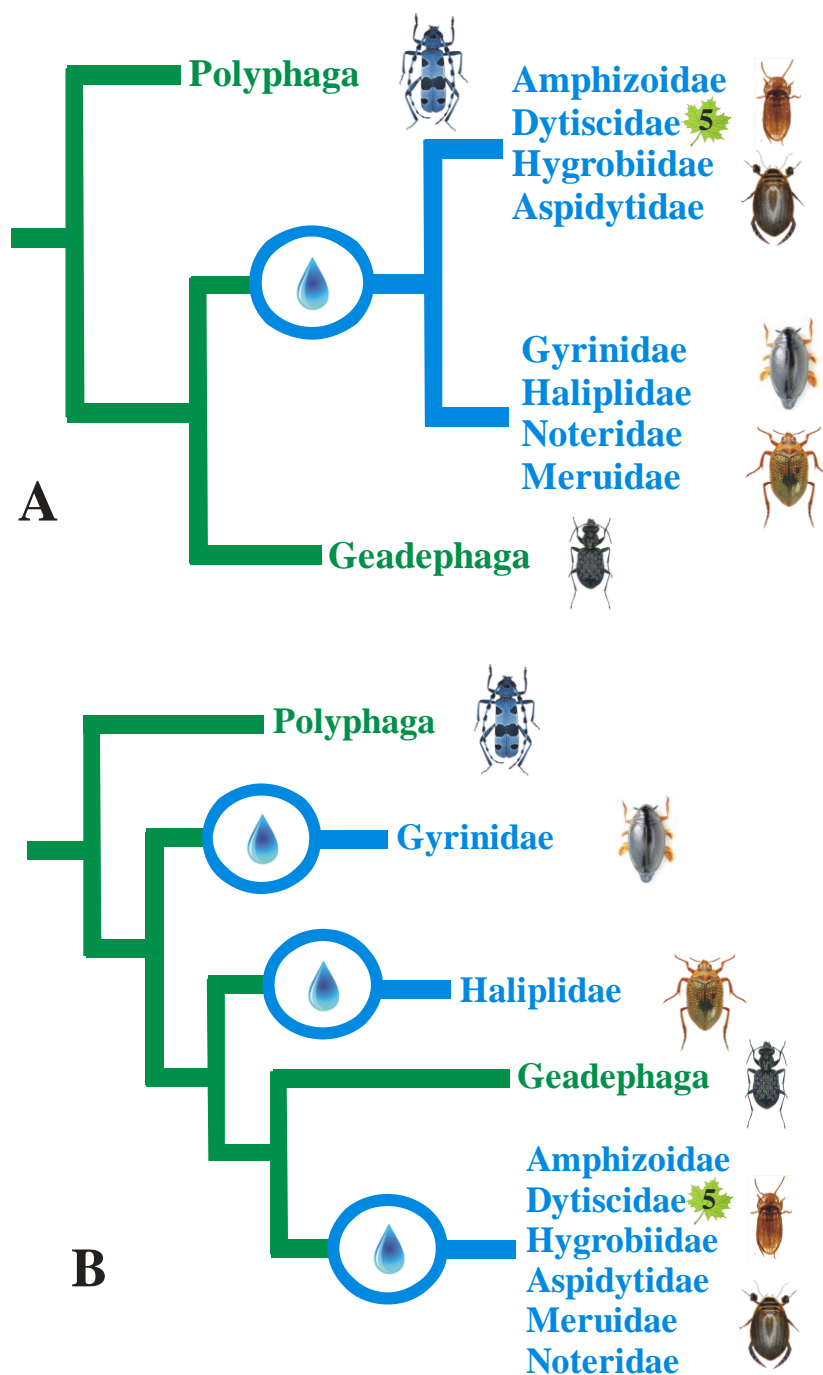
Klíčová v pochopení, zda je pro Adephaga původní akvatický či terestrický způsob života je odpověď na otázku, jestli jsou Geadephaga a Hydradephaga monofyletické skupiny. Fylogenetické analýzy některých autorů (např. Maddison *et al.*, 2008) navrhovaly, že vodní čeledi zastávají bazální pozici v rámci podřádu, a Geadephaga jsou jejich monofyletickou vnitřní skupinou. Jako ancestrální stav podřádu byl tedy navrhován akvatický způsob života s následným jediným přechodem do terestrického prostředí. Pokud by platilo rozdělení na dvě monofyletické skupiny, Geadephaga a Hydradephaga, což je podporováno v mnoha molekulárních studiích, dá se předpokládat jediný přesun z terestrického do akvatického prostředí u předka všech vodních skupin (Shull *et al.*, 2001; Ribera *et al.*, 2002; Hunt *et al.*, 2007; Balke *et al.*, 2008) (obr. 1A). Slabinou některých molekulárních studií bylo využití pouze jednoho genu, avšak například analýza Hunta *et al.* (2007) již byla provedena s využitím tří různých genů. Složitější situace nastává v analýzách dle morfologických dat (např. Beutel *et al.*, 2006), ve kterých jsou navrhovány v podřádu Adephaga obvykle dva až tři přesuny z terestrického do akvatického prostředí. Zásadní jsou fylogenetické pozice

vírníkovitých a plavčíkovitých. Vírníkovití jsou v morfologických studiích považováni za skupinu sesterskou vůči zbytku podřádu Adephaga a jsou tedy první skupinou, která přešla do akvatického prostředí. Množství dalších habitatových přesunů závisí především na pozici čeledi plavčíkovití a dytiscoidních a geadephagních skupin v rámci podřádu Adephaga. Podle fylogenetických vztahů navržených Beutelem *et al.* (2008) by byly vzhledem k sesterskému vztahu plavčíkovitých a kladu složeného z Geadephaga a Dytiscoidea očekávány celkem tři přechody do akvatického prostředí (obr. 1B).

K sekundárnímu přesunu zpět do terestrických habitatů došlo u několika rodů z čeledi potápníkovitých. Doposud jsou známy tři rody s dohromady pěti druhy, u kterých došlo k sekundárnímu přesunu do listového opadu v několika oblastech Asie (*Geodessus besucheti* Brancucci, 1979 a *G. kejvali* Balke & Hendrich, 1996 (Nepál, Indie)), Austrálie (*Terradessus caecus* Watts, 1982 a *T. anophthalmus* Brancucci & Monteith, 1997) a Oceánie (*Typhlodessus montheithi* Brancucci, 1985 (Nová Kaledonie)). Rod *Geodessus* obývá listový opad na vlhkých místech, přičemž larvy nejsou známy a pokud by žily ve vodě, jednalo by se spíše o semiterestrický rod (Balke & Hendrich, 1996). K zajímavému konvergentnímu vývoji došlo u rodů *Typhlodessus* a *Terradessus*, jež oba postrádají oči, což je nejspíše zapříčiněno skrytým životem v listovém opadu (Brancucci & Hendrich, 2010). Všechny doposud popsány druhy terestrických potápníků patří do podčeledi Hydroporinae, k jejich přesunu došlo však zřejmě vícenásobně a na sobě nezávisle (Beutel *et al.*, 2008). Problémem zůstává neznalost habitatu larev.

Původním habitatem bazálních vodních skupin podřádu Adephaga mohly být okraje řek a rybníků. Jelikož hygropetrické habitáty, které vlastnostmi připomínají tato přechodová prostředí, existovaly po miliony let, je pravděpodobné, že společný předek vodních Adephaga (s výjimkou vírníkovitých) vzhledem připomínal rod *Meru* (Spangler & Steiner Jr., 2005). Morfologie *Meru* (hrubý povrch těla zvyšující odpor, vystouplé oči, nohy bez adaptací pro plavání) je typická pro druhy obývající stojaté vody s hustou vegetací, nebo mělké okrajové habitáty potoků (obr. 2). Dnes mají podobné morfologické znaky mimo *Meru* například i Amphizoidae či Aspidytidae, a v rámci vodních skupin podřádu Adephaga je lze považovat za plesiomorfni. Čeledi Meruidae a Aspidytidae s těmito plesiomorfni. Čeledi Meruidae a Aspidytidae s těmito plesiomorfními znaky lze tedy zřejmě považovat za reliktní skupiny. U brouků podobného vzhledu došlo následně k radiaci a vzniku odlišných strategií plavání, kladení či získávání potravy (Spangler & Steiner Jr., 2005). Z popsanych skutečností lze

v současnosti podle různých analýz předpokládat jeden až tři přesuny z terestrického do akvatického prostředí.



Obrázek 1: Schéma předpokládaných habitatových přesunů v podřádu Adephaga; A – upravený

kladogram podle Hunta *et al.* (2007), B – upravený kladogram podle Beutela *et al.*

(2008). Symbol **5** značí pět terestrických druhů.



Obrázek 2: *Meru phyllisae* mající některé znaky, jež mohl mít společný předek vodních

Adephaga (převzato z práce Spangler & Steiner Jr., 2005).

3. MYXOPHAGA

3.1. Fylogeneze

Malý, převážně akvatický či semiakvatický podřád, který se v současnosti skládá ze čtyř čeledí (Lepiceridae, Sphaeriusidae, Torridincolidae a Hydroscaphidae) a přibližně 100 druhů brouků (Zhang, 2011). Obecně lze brouky podřádu Myxophaga charakterizovat především miniaturizací těla a kmením se na řasových nárostech. Monofýlie tohoto podřádu je velmi dobře podporována především morfologickými znaky larev, přičemž mezi autapomorfie patří například již zmíněná malá velikost, zploštělé tělo nebo kuklení v poslední larvální svlečce (Beutel *et al.*, 1999). První dvě apomorfie souvisí s životem v hygropetrických habitatech. Přítomnost tracheálních žaber byla považována za další unikátní znak myxophágních larev, ale předpokládaná larva rodu *Lepicerus* Motchulsky, 1855 tyto struktury postrádá (M. Fikáček, pers. comm.). Analýzy založené na molekulárních znacích se v uspořádání mezi podřády liší a není tak jasné, jaká je pozice Myxophaga v rámci brouků. Dle nejnovější studie založené na morfologii je podřád Myxophaga sesterský k Polyphaga, se kterým společně tvoří větev sesterskou k Archostemata + Adephaga (Lawrence *et al.*, 2011).

3.2. Obývané habitaty

Drtivá většina druhů tohoto podřádu žije buď v hygropetrických habitatech nebo ve vodou nasyceném písku.

Torridincolidae. Druhy z čeledi Torridincolidae jsou akvatické ve všech vývojových stádiích (včetně kukly). Pro tuto čeleď jsou typické hygropetrické habitaty jako tenký vodní film na okrajích potoků nebo v dostřikových zónách vodopádů (například rody *Satonius* Endrödy-Younga, 1997 a *Ytu* Reichardt, 1973; Hájek & Fikáček, 2008; Spangler, 1980a).

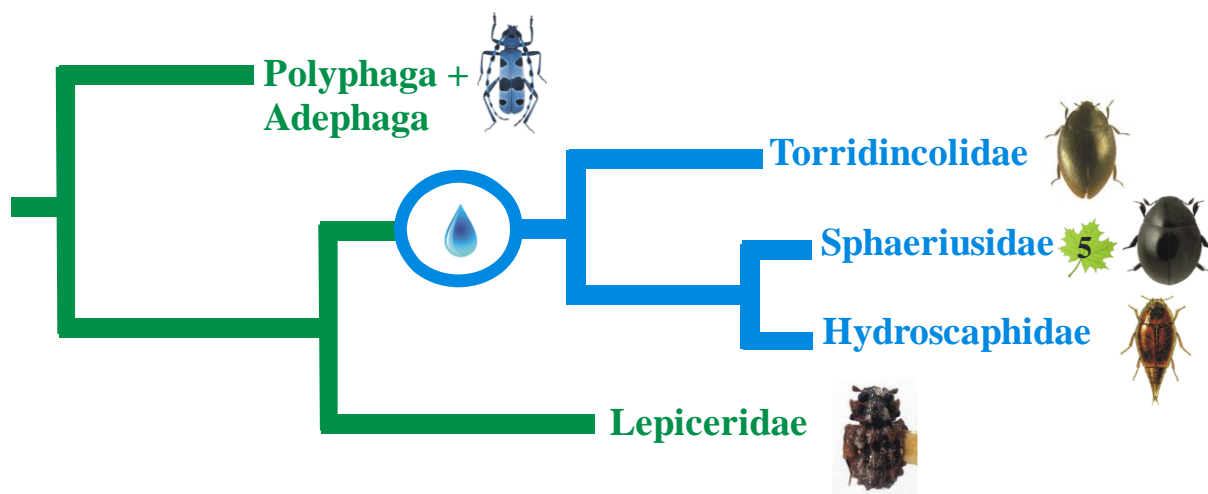
Hydroscaphidae. Larvy i dospělci čeledi Hydroscaphidae rovněž obývají hygropetrické habitaty jako jsou potoky tekoucí po žulovém podkladu, kde se živí na řasách (Short *et al.*, 2010). Podobně se vyskytují i v řasových nárostech podél okrajů řek (Falamarzi *et al.*, 2010). Několik známých druhů rodu *Hydroscapha* LeConte, 1874 osidluje horké prameny a je pravděpodobné, podobné izolované lokality s extrémními podmínkami mohou hostit řadu endemických druhů (Maier *et al.*, 2010).

Sphaeriusidae. Čeleď Sphaeriusidae zahrnuje jak akvatické, tak několik terestrických druhů. Pro většinu druhů této čeledi je typický život ve vlhkém substrátu na okrajích řek (Beutel & Arce-Pérez, 2005). V současnosti je popsáno pět druhů obývajících terestrické prostředí, jako je listový opad. Čtyři druhy byly nalezeny v lesích nebo v mechu nad hranicí lesa v Himálajích (Löbl, 1995) a jeden rovněž v lesní hrabance v Jižní Africe (Endrödy-Younga, 1997). V obou případech se jednalo o nálezy až několik kilometrů od vodních toků.


Lepiceridae. Pouhé tři popsané druhy patří do této čeledi lze považovat za semiakvatické (*Lepicerus inaequalis* Motchulsky, 1855) či spíše terestrické (*Lepicerus bufo* Hinton, 1933 a *Lepicerus pichilinguae* Flowers, Shepard & Troya, 2010). *Lepicerus inaequalis* se vyskytuje na okrajích řek ve vlhkém substrátu, ale ne pod vodní hladinou (Navarette-Heredia *et al.*, 2005). *Lepicerus bufo* se vyskytuje pod kameny nebo v písku bez asociace s vodou (Navarette-Heredia *et al.*, 2005). *Lepicerus pichilinguae* byl dokonce doposud sbírán v listovém opadu až 200 m od nejbližší tekoucí vody (Flowers *et al.*, 2010). To, že Lepiceridae nejsou akvatickou skupinou přispívá i habitat předpokládaných larev této čeledi. Larvy druhu *L. inaequalis* byly totiž nalezeny ve vlhkém listí a naplaveninách podél břehu řeky a postrádají tracheální žábry (M. Fikáček, pers. comm.).

3.3. Habitatové přesuny

Jak je vidět z topologie fylogenetických vztahů v rámci podřádu Myxophaga (obr. 3), byl předek Torridincolidae, Hydroscaphidae a Sphaeriusidae nejspíše akvatický a obýval hygropetrické habitaty jako jsou tenké vodní filmy na skalách nebo dostřikové zóny vodopádů (Beutel, 1999). S tím jsou jistě spojené i různé adaptace, jež usnadňují život v takových podmínkách (například již zmíněná miniaturizace). Čeleď Lepiceridae je podle nových nálezů dospělců a larev spíše terestrická. Vzhledem k fylogenetické pozici Sphaeriusidae (obr. 3) lze předpokládat, že k přesunu do terestrického prostředí u několika druhů rodu *Sphaerius* Walth, 1838 došlo až sekundárně. Rovněž sekundárně došlo zřejmě k přesunu předka čeledi Sphaeriusidae z hygropetrických habitatů do habitatů vlhkých písčitých okrajů vod. Další možnost, kterou je na sobě nezávislý přechod do hygropetrických habitatů z intersticiálních habitatů u čeledí Torridincolidae a Hydroscaphidae je i přes stejný počet přechodů méně pravděpodobná. Některé adaptace, jako jsou spirakulární žábry, by se totiž musely vyvinout v intersticiálních habitatech, což je méně pravděpodobné než v hygropetrických habitatech (Beutel, 1999). Z výše popsaného lze tím pádem usuzovat, že evoluce čeledí Torridincolidae, Sphaeriusidae a Hydroscaphidae probíhala v blízké asociaci s vodou.



Obrázek 3: Schéma předpokládaných habitatových přesunů v podřádu Myxophaga.

A - upravený kladogram podle Beutela (2005). Symbol  značí pět terestrických druhů.

4. POLYPHAGA

4.1. Fylogeneze

Podřád Polyphaga je s více než 320 000 druhy jednoznačně nejpočetnější skupinou brouků. Vysokou druhovou a morfologickou diverzitu podřádu Polyphaga lze vysvětlit dlouhým přežíváním jednotlivých vývojových linií a přesuny do velkého množství různých nik (Hunt *et al.*, 2007). Důležitou roli hrála i specializace na rostlinnou stravu na krytosemenných rostlinách u některých početných čeledí (nosatcovití, mandelinkovití) (Hunt *et al.*, 2007), případně u některých menších skupin i specializace na jiné potravní zdroje (např. hlenky: Leiodidae; parazitoidi hmyzu: prskavci (Carabidae), drabčící rodu *Aleochara* Gravenhorst, 1802, Ripiphoridae). Podřád Polyphaga byl tradičně dělen do pěti sérií (Staphyliniformia, Scarabaeiformia, Elateriformia, Bostrichiformia a Cucujiformia), ovšem v současnosti je monofýlie některých těchto sérií zpochybňována. Pouze Scarabaeiformia a extrémně diverzifikovaná Cucujiformia jsou podpořeni jako monofyletické skupiny morfologickými i molekulárními daty (Hunt *et al.*, 2007; Lawrence *et al.*, 2011). Ostatní série jsou buď parafyletické či polyfyletické, navíc se ukazuje, že scarabaeoidní brouci by mohli být vnitřní skupinou Staphyliniformia a neměli by být považováni za samostatnou sérii (například Korte *et al.*, 2004). Lepší alternativou se tak zdá členění na nadčeledi, i když názory na jejich počet se liší.

4.2. Habitatové přesuny podřádu Polyphaga

V podřádu Polyphaga došlo k několikanásobným přesunům z terestrického do akvatického prostředí. Tyto přesuny proběhly na sobě nezávisle u linií Hydrophiloidea, Staphylinioidea, Byrrhoidea, Scirtoidea a Chrysomeloidea (Bernhard *et al.*, 2006). Následně v některých z těchto linií došlo k sekundárním návratům do terestrického prostředí a někdy dokonce k terciárnímu přesunu opět do akvatického prostředí.

4.3. Hydrophiloidea

4.3.1. Fylogeneze

Nadčeď Hydrophiloidea je v současnosti složena přibližně z 3 400 druhů brouků (Zhang, 2011). Existují dvě pojetí Hydrophiloidea. Některé morfologické práce podporují hypotézu, že do této nadčeledi patří čeledi mršníkovití (Histeridae), Synteliidae, Sphaeritidae a vodomilovití (Hydrophilidae) (např. Lawrence & Newton, 1982), molekulární data však tuto hypotézu nepodporují. Alternativní hypotéza považuje Histeroidea a Hydrophiloidea za samostatné monofyletické nadčeledi. Druhá jmenovaná hypotéza je v současnosti podporována především molekulárními znaky (například; Korte *et al.*, 2004; Bernard *et al.*, 2009), ale i některými morfologickými (například ventrální ochlupení, Beutel & Komarek, 2004). Tradičně jsou Hydrophiloidea členěna do šesti čeledí: proužníkovití (Helophoridae), zeměkopovití (Georissidae), splašníkovití (Hydrochidae), kolibáčovití (Spercheidae), Epimetopidae a vlastní vodomilovití (Hydrophilidae) (Hansen, 1991).

Čeď vodomilovití byla dosud na základě morfologických znaků dospělců dále členěna na čtyři podčeledi Horelophinae, Horelophopsinae, Hydrophilinae a Sphaeridiinae (Hansen, 1991, 1997): topologie fylogenetických vztahů dle Hansena (1997) byla Horelophinae + (Horelophopsinae + (Hydrophilinae + Sphaeridiinae)). V novějších studiích se ukázalo, že podčeď Sphaeridiinae je ve skutečnosti nejspíše vnitřní skupinou podčeledi Hydrophilinae a ta je proto parafyletickou skupinou (Bernhard, 2006; Bernhard *et al.*, 2009). Na základě molekulárních znaků je nyní navrženo členění na 6 podčeledí: Hydrophilinae pro bazální triby (Amphiopini, Berosini, Laccobiini, Hydrophilini a Hydrobiusini), Chaetarhriinae pro triby Anacaenini a Chaetarhriini, Enochrinae a Acidocerinae pro rody dosud řazené do tribu Acidocerini, a Rygmodinae a Sphaeridiinae pro skupiny dosud řazené do podčeledi Sphaeridiinae (Short & Fikáček 2013). Rody *Horelophus* d'Orchymont, 1913 a *Horelophopsis* Hansen, 1997, které podle tradičního Hansenova (1991, 1997) dělení tvořily vlastní podčeledi, jsou součástí tribu Anacaenini (*Horelophus*) a podčeledi Acidocerinae (*Horelophopsis*). Toto nové členění je v mnoha ohledech velmi dobře podporováno molekulárně i morfologicky (např. morfologií metafurky jakožto synapomorfie podčeledi Hydrophilinae). Tato nová hypotéza však ještě potřebuje detailnější zkoumání především v bazální topologii fylogenetických vztahů, aby mohla být přijata jako obecně uznávaná (Short & Fikáček, 2013).

4.3.2. Obývané habitaty

Většina druhů nadčeledi Hydrophiloidea je akvatická. Akvatické druhy se vyskytují v různých typech tekoucích a stojatých vod. Až na výjimky (podčeď Hydrophilinae, např. *Berosus* Leach, 1817 či *Hydrophilus* Müller, 1764) jsou špatnými plavci. Terestrické druhy také obývají prostředí, které má spíše vyšší vlhkost (trus, listový opad). Zatímco dospělci jsou obecně saprofágní, larvy jsou dravé.

Proužníkovití, Helophoridae. Dospělci jsou většinou akvatičtí žijící v mělkých stojatých vodách. Některé druhy se však vyskytují i v terestrických prostředích, jako je vlhký mech nebo hnízda hlodavců (Boukal *et al.*, 2007; Fikáček *et al.*, 2012).

Zeměkopovití, Georissidae. Většina druhů této čeledi obývá písčité či bahnitě okraje řek, potoků a stojatých vod (Fikáček & Falamarzi, 2010). Výjimkou je několik druhů žijících v listovém opadu daleko od vody (např. *Georissus smetanai* Fikáček, 2012: Fikáček, 2012). Larvy obývají stejné habitaty jako dospělci.

Epimetopidae. Dospělci jsou semiakvatičtí obývající vlhké břehy stojatých nebo tekoucích vod (Fikáček *et al.*, 2011). Ekologie larev je neznámá.

Splašníkovití, Hydrochidae. Dospělci i larvy se vyskytují ve stojatých vodách s hustou vegetací nebo na jejich okrajích (Steiner *et al.*, 2003).

Kolibáčovití, Spercheidae. Dospělci i larvy jsou vodní ve stojatých vodách s hustou vegetací (Archangelsky, 2001).

Vodomilovití, Hydrophilidae.

Amphiopini. Většina druhů tohoto tribu se vyskytuje ve stojatých vodách (Hansen, 1991) či na okrajích potoků (Short & Fikáček, 2013). Rod *Micramphiops* Short, 2009 obývá listový opad (Short, 2009).

Berosini. Na rozdíl od většiny vodomilovitých jsou členové tohoto tribu excelentními plavci žijícími převážně ve stojatých vodách nebo okrajových tůňkách potoků (např. rod *Berosus*) (van Tassell, 1963).

Laccobiini. Většina zástupců se vyskytuje v hygropetrických habitatech (např. rod *Laccobius* Erichson, 1837: Gentili & Fikáček, 2009), tekoucích nebo stojatých vodách.

Naproti tomu druhy rodů *Tormus* Sharp, 1884 a *Afrotormus* Hansen, 1999 žijí v listovém opadu, rozkládajícím se dřevě, mechu nebo pod kameny (Fikáček *et al.*, 2013).

Hydrophilini. Druhy tribu Hydrophilini žijí převážně ve stojatých vodách s hustou vegetací (např. *Hydrophilus*: Boukal *et al.*, 2007).

Hydrobiusini. Většina druhů je akvatických v tekoucích (rod *Sperchopsis* LeConte, 1861: Spangler, 1961) nebo stojatých vodách. Několik havajských druhů rodu *Limnoxenus* Motchulsky, 1853 obývá hygropetrické habitaty, přičemž jeden druh je dokonce terestrický (Short & Liebherr, 2007).

Chaetarthriini. Většina druhů žije ve vodě u okrajů písčitých řek (např. rod *Hemisphaera* Pandelle, 1876 (Fikáček *et al.*, 2012). Několik druhů rodu *Chaetarthria* Stephens, 1835 je terestrických z listového opadu (Fikáček, 2010).

Anacaenini. Druhy tohoto tribu žijí převážně v různých akvatických habitatech, jako jsou okraje potoků, dočasná jezírka nebo stojaté vody (Short & Fikáček, 2013). Novozélandský rod *Horelophus* s jediným druhem *H. walkeri* d'Orchymont, 1913 je hygropetrický a obývá dostřikové zóny vodopádů (Fikáček *et al.*, 2012). Některé druhy rodů *Anacaena* Thomson, 1859 a *Crenitis* Bedel, 1881 mohou být terestrické a žít listovém opadu (Short & Fikáček, 2013).

Enochrinae. Obývají různé akvatické habitaty od hygropetrických až po tekoucí vody (např. rod *Enochrus* Thomson, 1859: Ribera *et al.*, 1997).

Acidocerinae. Akvatické druhy žijící v hygropetrických habitatech, mokřinách či lesních tůních. Například rod *Helochaeres* Mulsant, 1844 žije ve stojatých nebo pomalu tekoucích vodách (Boukal *et al.*, 2007).

Rygmmodinae. Většina druhů žije v listovém opadu (Short & Fikáček, 2013), nebo v rozkládajícím se trusu (např. rod *Andotypus* Spangler, 1979: Spangler, 1979). Několik druhů obývá okraje stojatých a tekoucích vod (např. rod *Cylorygmus* d'Orchymont, 1933: Spangler, 1974).

Sphaeridiinae.

Omicrini. Všechny druhy tohoto tribu obývají terestrické prostředí, jako je listový opad a tlející dřevo (Short & Fikáček, 2013).

Coelostomatini. Většina druhů je terestrická a žije v podobných habitatech jako Omicrini. Poměrně velké množství druhů je ovšem akvatických, přičemž žijí na okrajích stojatých a tekoucích vod (např. *Coelostoma* Brullé, 1835; Short & Fikáček, 2013).

Protosternini. Dospělci se vyskytují v různých typech rozkládajících se organických materiálů. Larvy jsou neznámé. (Short & Fikáček, 2013).

Sphaeridiini. Larvy i druhy se vyskytují výhradně na exkrementech (Holter, 2004).

Megasternini. Většina druhů je terestrická v rozkládajícím se organickém materiálu. Několik druhů je akvatických a vyskytuje se kupříkladu ve fytotelmách (Short & Fikáček, 2013), nebo litorálu stojatých vod (Boukal *et al.*, 2007).

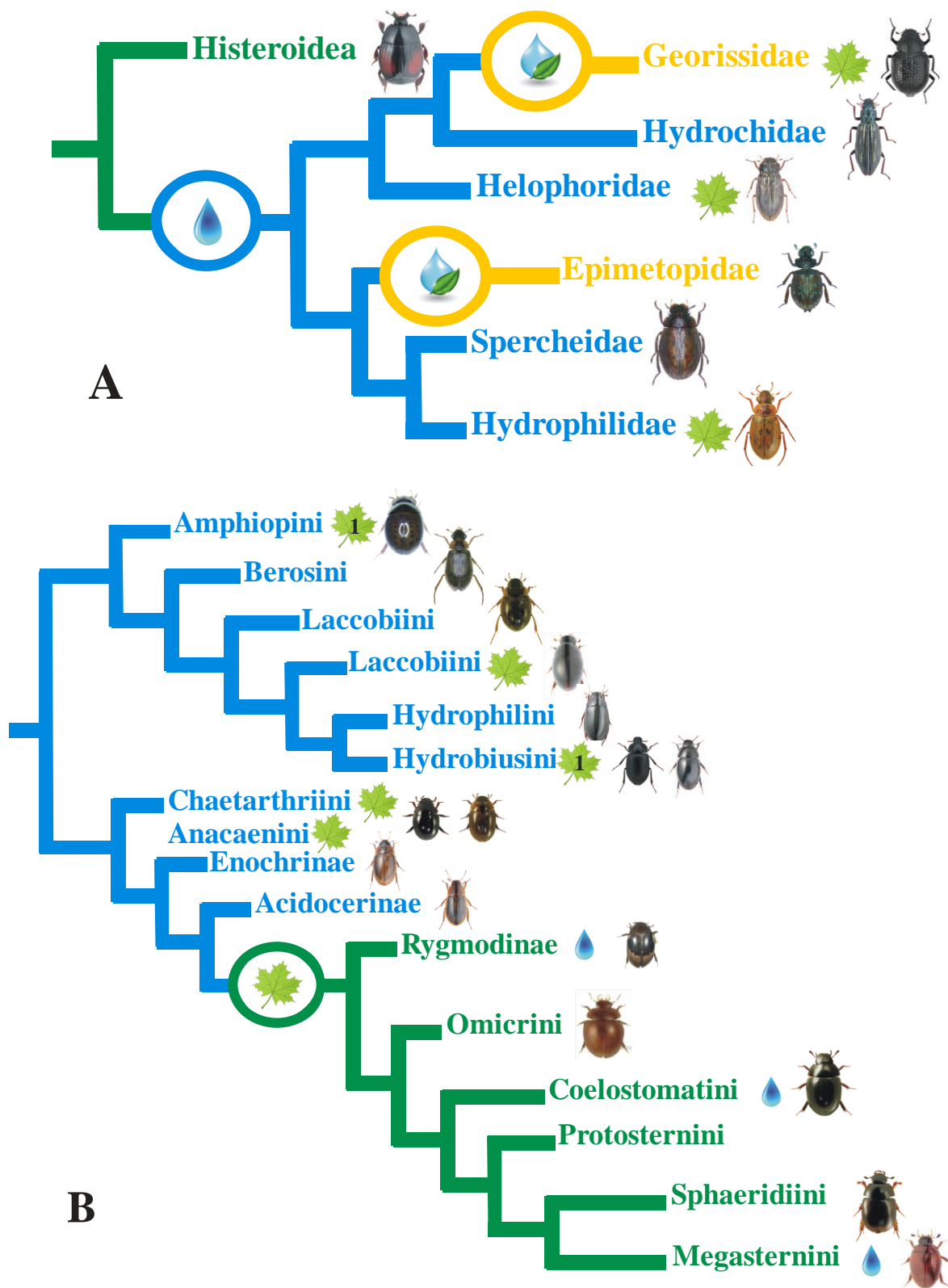
4.3.3. Habitatové přesuny

Pro brouky nadčeledi Hydrophiloidea je zřejmě původním akvatický styl života, přičemž k přechodu do akvatických habitatů došlo u společného předka celé skupiny (obr. 4A) (Fikáček *et al.*, 2012). Druhá možnost, tj. terestrický předek nadčeledi Hydrophiloidea, by vyžadovala následné vícenásobné přesuny do akvatického prostředí a opětovný návrat předka linií Rygmodinae a Sphaeridiinae k terestrickému způsobu života (Bernhard *et al.*, 2006). Více parsimonní je tudíž první hypotéza, která je navíc podpořena některými morfologickými adaptacemi (např. přítomnost trichobothrií a hydrofobního ochlupení u většiny čeledí nadčeledi Hydrophiloidea) (Fikáček *et al.*, 2012).

Následně na úrovni čeledí došlo k přesunům k semiakvatickému stylu života (obr. 4A). To je případ čeledí Epimetopidae a zeměkopovitých, jejichž zástupci obývají vlhké substráty břehů stojatých a tekoucích vod (Fikáček *et al.*, 2011; Fikáček & Falamarzi, 2010). Kromě semiakvatických druhů lze mezi zeměkopovitými nalézt i několik terestrických druhů, které žijí v listovém opadu daleko od vody. Doposud lze předpokládat terestrický styl života u *Georissus inflatus* Delève, 1972 ze Srí Lanky, *G. lateralis* Delève, 1967 z Konga a *G. smetanai* Fikáček, 2012 z Bornea (Fikáček, 2012). Podobně se i v čeledi proužníkovitých vyskytují semiakvatické nebo dokonce terestrické druhy, které lze nalézt například v hnízdech hlodavců (*Helophorus nubilus* Fabricius, 1776) (Boukal *et al.*, 2007).

V rámci čeledi vodomilovitých, pro kterou je původní akvatický styl života, došlo k několika sekundárním návratům k terestrickému životu a u několika terestrických skupin

rovněž k několika terciárním přesunům zpět do akvatického prostředí (obr. 4B). K sekundárnímu přesunu do terestrického habitatu (listový opad) došlo u rodu *Micramphiops* s jediným druhem *M. newtoni* Short, 2009 z tribu Amphiopini. Terestrický styl života potvrzuje i absence adaptací k vodnímu stylu života, jako jsou plovací chloupky na nohách (Short, 2009). V tribu Laccobiini přešlo k terestrickému životu několik druhů z rodů *Tormus* a *Afrotormus*, což potvrzuje například absence trichobothrií (Fikáček *et al.*, 2013). Velmi zajímavý postupný přechod přes hygropetrický až do terestrického habitatu proběhl u havajských druhů rodu *Limnoxenus* z tribu Hydrobiusini. Havajské druhy tohoto rodu patří do monofyletické linie a jejich habitatové přesuny korelují i s morfologickými změnami. Nejprve došlo u plně akvatických předků k přesunu do hygropetrických habitatů – tento přesun je spojen kupříkladu se zkrácením těla a redukcí dorzálních plovacích chlupů na nohách. Druhým krokem byl posun dále do vlhkých mechových polštářů na stromech spojený se ztrátou dorzálních plovacích chlupů u druhu *L. namolokama* Short & Liebherr, 2007 (Short & Liebherr, 2007). K dalšímu přesunu do listového opadu došlo u některých druhů rodu *Chaetarthria* z tribu Chaetarthriini (např. *Chaetarthria incisa* Fikáček, 2010; Fikáček, 2010). Pravděpodobný je i přesun některých druhů rodů *Anacaena* C.G. Thomson, 1859 a *Crenitis* Bedel, 1881 (Anacaenini), neboť jejich exempláře byly sbírány v listovém opadu (Short & Fikáček, 2013).



Obrázek 4: Schéma předpokládaných habitatových přesunů v nadčeledi Hydrophiloidea.

A – upravený kladogram čeledi skupiny Hydrophiloidea podle Bernharda *et al.*

(2009), B – upravený kladogram podčeledí a tribů čeledi Hydrophilidae podle

Shorta & Fikáčka (2013). Symboly   ukazují akvatické či terestrické

taxony (číslo značí počet popsanych druhů žijících v těchto habitatech).

Důležitou otázkou je, zda došlo k sekundárnímu přesunu do terestrických habitatů pouze jednou u předka Rygmodinae + Sphaeridiinae (Hansen, 1991), nebo vícenásobně na sobě nezávisle. První možnost by byla pravděpodobnější v případě, že by na bazálních pozicích podčeledí Rygmodinae a Sphaeridiinae byly terestrické rody. V tomto případě by akvatické rody z těchto podčeledí, jako je např. *Cylorygmus* d'Orchymont, 1933 z čeledi Rygmodinae (Spangler, 1974) nebo *Coelostoma* z tribu Coelostomatini (Short & Fikáček, 2013), přešly do vody až terciárně (obr. 4B). Kdyby byla situace opačná (akvatické rody na bazálních pozicích podčeledí Rygmodinae a Sphaeridiinae), došlo by k přesunům do terestrických habitatů vícenásobně na sobě nezávisle. Která hypotéza je pravděpodobnější, bude možné určit až po určení fylogenetických pozic jednotlivých rodů. Mimo čeleď Rygmodinae a tribus Coelostomatini se akvatičtí zástupci vyskytují i v tribu Megasternini, přičemž jejich fylogenetická pozice uvnitř tohoto kládu naznačuje, že v tomto případě se jedná o terciární přesun do vodního prostředí.

4.4. Byrrhoidea

4.4.1. Fylogeneze

Nadčeleď Byrrhoidea je složena z 12 čeledí a z více než 4 000 druhů brouků (Zhang, 2011). Vnitřními skupinami Byrrhoidea jsou dle některých studií i Elateroidea a Buprestoidea, což z Byrrhoidea činí parafyletický taxon (Bocáková *et al.*, 2007). Ovšem fylogenetické vztahy na úrovních jednotlivých čeledí zůstávají kvůli nedostatku studií stále spíše nejisté.

4.4.2. Obývané habitaty

V nadčeledi Byrrhoidea lze nalézt velké množství různých způsobů života a habitatových preferencí, od plně akvatických čeledí, přes čeledi s akvatickými zástupci jen ve stádiu larvy či dospělce, až po plně terestrické skupiny.

Byrrhidae. Dospělci i larvy jsou terestričtí (v místech s vysokou vlhkostí) a jsou asociováni s mechy nebo sukulentními rostlinami, na nichž se živí (Johnson, 2005).

Vodnářovití, Elmidae. Čeleď s akvatickými larvami i dospělci. Většina druhů se vyskytuje v tekoucích vodách (např. rod *Elmis* Latreille, 1798: Boukal *et al.*, 2007). Druhy z podčeledi Larinae žijí na kamenech v dostřikové zóně potoků (např. rod *Potamophilops* Grouvelle, 1896: Fernandes & Hamada, 2012).

Dryopidae. Dospělci většiny druhů jsou vodní a žijí v tekoucích nebo stojatých vodách (např. rod *Helichus* Erichson, 1847: Finni & Skinner, 1975). Někteří jsou terestričtí, jako např. rody *Geoparnus* Besuchet, 1978, *Ghiselinus* Perkins, 1997 (Kodada & Jäch, 2005), nebo pobřežní. Oproti tomu larvy jsou terestrické (Jäch & Balke, 2008).

Lutrochidae. Larvy i dospělci jsou vodní, přičemž žijí v tekoucích vodách (Ide *et al.*, 2005).

Limnichidae. Čeleď je ekologicky velmi diverzifikovaná. Většina druhů je zřejmě semiakvatických a žije na okrajích vod (Hernando & Ribera, 2005). Některé druhy možná žijí v lesní hrabance, a tudíž by byly terestrické (rod *Platypelochares* Champion, 1923: Ribera & Hernando (1999). Ekologie larev je neznámá.

Heteroceridae. Dospělci i larvy si staví tunely v bahnitých náplavech na okrajích řek či rybníků (Vanin *et al.*, 2005).

Psephenidae. Dospělci téměř všech druhů terestričtí. Larvy jsou zploštělé a žijí v tekoucích vodách nebo v hygropetrických habitatech, kde spásají řasové nárosty (Brown & Murvosh, 1974).

Cneoglossidae. O ekologii této čeledi je velmi málo informací. Předpokládá se, že larvy jsou akvatické a žijí v ponořených tlejících větvích. Dospělci jsou terestričtí (Costa *et al.*, 2005).

Ptilodactylidae. Většina druhů je terestrických ve stádiu larvy i dospělé. Larvy několika rodů žijí na rozkládajícím se ponořeném dřevě (např. rod *Anchytarsus* Guerin-Ménéville, 1843: LeSage & Harper (1976)).

Chelonariidae. Způsob života není znám, ale předpokládá se, že larvy jsou terestrické a vyskytují se v hnízdech mravenců nebo termitů (Spangler, 1980b). Podobně se pravděpodobně vyskytují i dospělci (Beutel & Leschen, 2004).

Eulichadidae. Larvy jsou akvatické a žijí na dnech potoků, kde se živí spadaným listím (Hayashi, 1995). Dospělci jsou terestričtí.

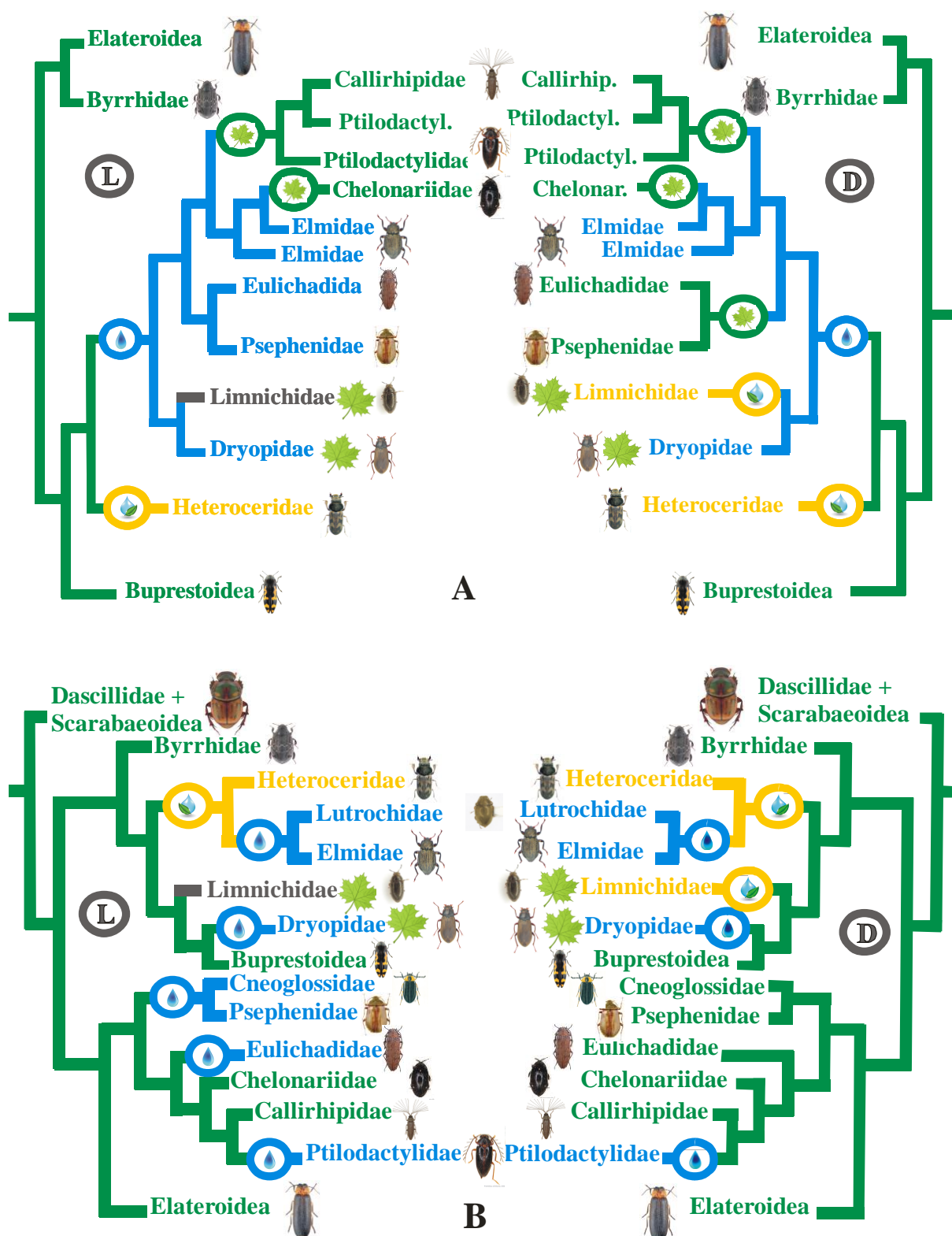
Callirhipidae. Dospělci i larvy jsou terestrické. Larvy se vyvíjí v tlejícím dřevě (Hájek, 2008).

4.4.3. Habitatové přesuny


Z důvodu parafýlie celé nadčeledi a velmi se lišících topologií fylogenetických vztahů v závislosti na použitých datech (molekulárních nebo morfologických), je poměrně obtížné odhadnout pozice a počet habitatových přesunů. Další problém způsobují odlišné habitatové preference larev a dospělců některých čeledí. Původním habitatem nadčeledi Byrrhoidea je pravděpodobně terestrický.

Dle fylogenetické analýzy založené na molekulárních datech tvoří téměř všechny čeledi monofyletickou skupinu (nazývanou někdy Dryopoidea) sesterskou ke krascům (Buprestidae) (Hunt *et al.*, 2007). Jedinou výjimkou jsou samotní Byrrhidae, kteří jsou naopak příbuznější nadčeledi Elateroidea. Tato topologie předpokládá jediný přesun do semiakvatických habitatů u larev čeledi Heteroceridae. Následně došlo k přechodu larev i dospělců do vodního prostředí. Sekundárně se nejspíše vrátily k terestrickému životu larvy čeledí Callirhipidae, Ptilodactylidae a nezávisle na nich ještě Chelonariidae (způsob života larev čeledi Limnichidae není znám). U dospělců pak došlo k přesunu do semiakvatických habitatů u čeledi Limnichidae, a do terestrického prostředí nezávisle u čeledí Ptilodactylidae + Callirhipidae, Chelonariidae a na rozdíl od larev i čeledi Eulichadidae + Psephenidae (obr. 5A).

Morfologická analýza naopak ukazuje na existenci dvou velkých větví – Byrrhoidea obsahující čeledi Byrrhidae, Heteroceridae, Lutrochidae, Elmidae, Limnichidae, Dryopidae a krascovití (Buprestidae), a Psephenoidea (sesterští k nadčeledi Elateroidea) obsahující čeledi Cneoglossidae, Psephenidae, Eulichadidae, Chelonariidae, Callirhipidae a Ptilodactylidae (Lawrence *et al.*, 2011). Tato topologie vyžaduje vícenásobné přesuny do vodního prostředí. Do semiakvatických habitatů by přešly larvy i dospělci Heteroceridae. Nezávisle na nich by se do stejných prostředí přesunuly i dospělci čeledi Limnichidae. K přesunům do akvatického prostředí by došlo u larev i dospělců čeledí Lutrochidae + Elmidae, Ptilodactylidae, a u larev ještě u čeledí Eulichadidae a Cneoglossidae + Psephenidae (obr. 5B).



Obrázek 5: Schéma předpokládaných habitatových přesunů larev a dospělců v nadčeledi

Byrrhoidea. A – upravený kladogram podle Hunta *et al.* (2007), B – upravený kladogram podle Lawrence *et al.* (2011). Symbol  značí několik terestr. druhů.

4.5. Staphylinoidea

Jedinou akvatickou skupinou v nadčeledi Staphylinoidea jsou vodonovití. V menší míře došlo k přesunům do vodního prostředí i u několika skupin drabčíkovitých (Jäch & Balke, 2008).

4.5.1. Fylogeneze čeledi vodonovití

Čeď vodonovití (Hydraenidae) obsahuje přibližně 1 600 druhů, které se dělí do čtyř podčeledí (Hydraeninae, Orchymontiinae, Prosthetopinae a Ochthebiinae) (Zhang, 2011). Fylogenetické vztahy mezi podčeleděmi jsou nejisté, neboť doposud nebyly provedeny téměř žádné fylogenetické analýzy této čeledi jako celku. Jedna ze studií (Beutel *et al.*, 2003) navrhuje jako bazální skupinu Orchymontiinae a celkovou topologii ilustrovanou na obr. 6.

4.5.2. Obývané habitaty čeledi vodonovití

Brouci čeledi vodonovitých se vyskytují v širokém spektru různých habitatů. Většina druhů obývá různé vodní habitaty (tekoucí, stojaté vody, hypersalinní jezírka) a není schopná plavat. Mimo to se mnoho druhů vyskytuje na březích vod, nebo jsou terestrické. Larvy žijí, až na několik výjimek, nejčastěji na březích nebo jsou terestrické.

Orchymontiinae. Dospělci všech druhů se vyskytují na dnech tekoucích vod (Jäch *et al.*, 2005).

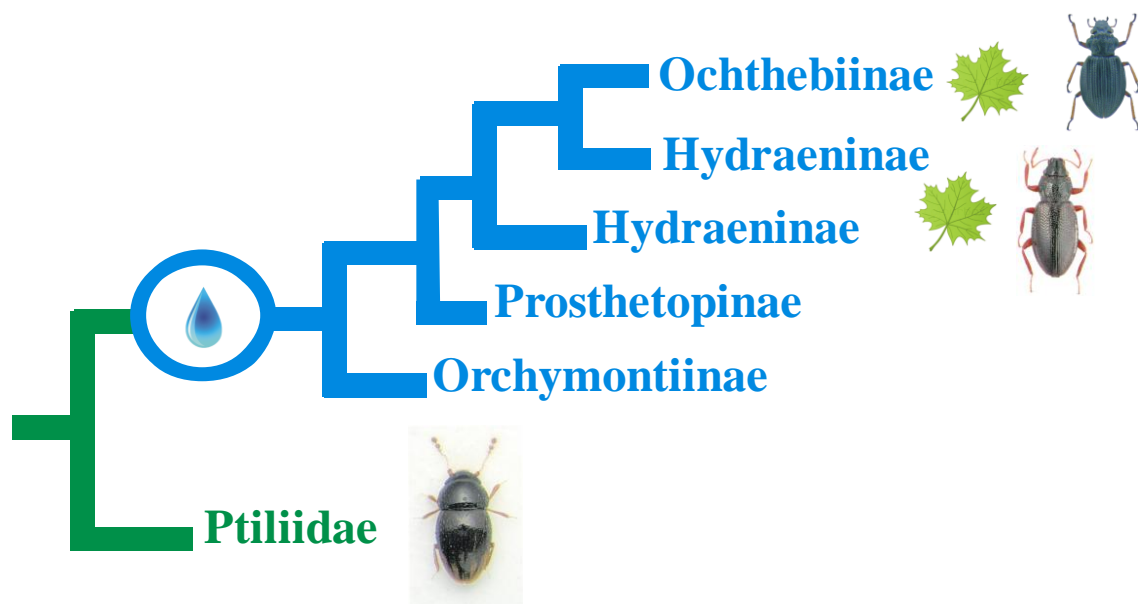
Prosthetopinae. Většina dospělců této podčeledi se vyskytuje na dnech tekoucích vod. Několik druhů obývá okraje tekoucích nebo stojatých vod (Jäch *et al.*, 2005).

Ochthebiinae. Dospělci téměř všech druhů obývají okrajové habitaty tekoucích a stojatých vod s hustou vegetací včetně kamenů v dostřikové zóně (např. rod *Ochthebius* Leach, 1815: Boukal *et al.*, 2007). Některé druhy se vyskytují i v hypersalinních jezírkách (např. *Ochthebius notabilis* Rosenhauer, 1856: Ribera & Millán, 1999), nebo v horkých pramenech. Rod *Meropathus* Enderlein, 1901 zahrnuje i terestrické zástupce, kteří žijí například ve vlhkém mechu (Jäch *et al.*, 2005).


Hydraeninae. Mnoho druhů rovněž obývá dna nebo břehy tekoucích a stojatých vod (např. rod *Limnebius* Leach, 1815: Boukal *et al.*, 2007). Některé druhy kupříkladu rodu *Hydraena* Kugelann, 1794 jsou terestrické a žijí v listovém opadu nebo v humusu (Jäch *et al.*, 2005).

4.5.3. Habitatové přesuny v čeledi vodonovití

K přesunu do akvatické ho prostředí došlo pouze jednou zřejmě u předka celé čeledi. Pro čeleď je tak zřejmě původní život na dně rychle tekoucích vod (Jäch *et al.*, 2005). K sekundárnímu návratu do terestrických habitatů došlo u některých druhů podčeledí Hydraeninae a Ochthebiinae (obr. 6).



Obrázek 6: Schéma předpokládaných habitatových přesunů v čeledi vodonovití. Upravený

kladogram podle Beutela *et al.* (2003). Symbol  značí několik terestrických

druhů.

4.6. Scirtoidea

Nadčeleď Scirtoidea je složena ze čtyř čeledí (mokřadníkovití (Scirtidae), Clambidae, Decliniidae a Eucinetidae) a přibližně tisíce druhů brouků (Zhang, 2011).

Čeledi Clambidae, Decliniidae a Eucinetidae jsou terestrické ve stádiu larvy i dospělce, přičemž se vyskytují například v listovém opadu nebo na tlejícím dřevě (Lawrence, 2005a; Leschen, 2005a,b). Oproti tomu larvy čeledi mokřadníkovitých jsou akvatické a vyskytují se v různých habitatech, jako jsou například potoky, jezera nebo fytotelmy (Lawrence, 2005b). K této čeledi je ovšem předběžně řazena i terestrická larva nalezená v listové hrabance na Novém Zélandu, která možná patří rodu *Veronatus* Sharp, 1878 (Fikáček, pers. comm.). V případě, že by se jednalo o larvu mokřadníkovitých, mohlo by to znamenat více přesunů než jen jediný do vodního prostředí u předka této čeledi. Dospělci mokřadníkovitých se vyskytují na rostlinách poblíž vod. Jedinou výjimkou je rod *Hydrocyphon* Redtenbacher, 1858, jehož dospělci byli sbíráni pod vodou (Lawrence, 2005b; Hernando *et al.*, 2004).

4.7. Habitatové přesuny dalších skupin Polyphaga

Světluškovití. Velká většina zástupců čeledi světluškovitých (Lampyridae) obývá terestrické habitaty. Některé druhy jsou fakultativně akvatické, přičemž žijí například v mokřadech (např. některé druhy rodu *Photuris* Dejean, 1833 (Heckscher, 2010)). Plně akvatické jsou pouze larvy několika asijských druhů rodu *Luciola* Laporte de Castelnau, 1833, jež žijí plně ponořené a jejich akvatický životní styl potvrzuje i přítomnost tracheálních žaber (např. druh *Luciola aquatilis* Thancharoen *et al.*, 2007: (Thancharoen *et al.*, 2007)).

Mandelinkovití. V druhově velmi početné čeledi mandelinkovitých (Chrysomelidae) lze nalézt mnoho brouků žijících pod vodou na rostlinách. Obligátně akvatické larvy mají zástupci podčeledi Donaciinae (rákosníčci), přičemž tyto larvy žijí v bahně v kořenech vodních rostlin (Ekiz *et al.*, 2009). Dva rody (*Macrolea* Samouelle, 1819 a *Neohaemonia* Székessy, 1941) mají i akvatické dospělé (Jäch & Balke, 2008; Mende *et al.*, 2010).

Nosatcovití. V druhově nejpočetnější živočišné čeledi nosatcovitých (Curculionidae) lze nalézt poměrně velké množství vodních brouků žijících na ponořených částech rostlin. Vodní

zástupce obsahují podčeledi Bagoinae a Ceutorhynchinae. Především prvně jmenovaná podčeď je složena převážně z akvatických zástupců (Jäch & Balke, 2008). Mezi adaptace pro vodní život patří například skulptura kutikuly fungující jako mikroplastron nebo modifikované spirakuly larev, jež umožňují napichování aerenchymu kořenů vodních rostlin (Zhang *et al.*, 2006).

K přesunům do vodních habitatů došlo například i u skupin Nanophyidae, Erirhinidae, a v menší míře i v dalších skupinách (Jäch & Balke, 2008).

5. ADAPTACE

5.1. Adaptace akvatických brouků

S přesuny k akvatickému životu souvisí i některé zásadní adaptace brouků. Jedněmi z nejdůležitějších adaptací jsou ty spojené s dýcháním. U larev žijících pod vodou se vyvinuly například tracheální či kutikulární žábry (apneustické larvy – např. vodní světlušky, vírníci, plavčíci, většina Myxophaga) umožňující přijímat kyslík rozpuštěný ve vodě pomocí difuze. Tracheální systém těchto larev je proto zcela uzavřený. Další možností je např. dýchání pomocí dýchací komůrky nebo napichováním aerenchymu vodních rostlin (metapneustické larvy – např. vodomilové, rákosníci, Noteridae, mokřadníkovití, potápníci). Tyto larvy mají otevřený tracheální systém s jedním párem otevřených spirakul. Adaptace pro dýchání dospělců vodních brouků se liší mezi podřády Adephaga a Polyphaga. Dospělci skupiny Hydradephaga ukládají zásobu atmosférického vzduchu pod krovky a obnovují ji vynořením vrcholu zadečku nad hladinu. Naproti tomu Hydrophiloidea a vodonovití (Hydraenidae) mají zásobu atmosférického kyslíku zachycenu na hydrofobním ochlupení spodní části těla a obnovují ji pomocí tykadel (Beutel & Komarek, 2004). Dospělci některých skupin podřádu Polyphaga (např. vodnářovití, Elmidae) využívají k dýchání takzvaný mikroplastron, který jim umožňuje držet si na břišní straně těla vzduchovou zásobu, aniž by se museli vynořovat. Ventrální plastron využívají například i někteří Torridincolidae.

Další důležité adaptace se vyskytují ve spojitosti s pohybem ve vodním prostředí. Překážkou pro výborné plavání je ventrální plastron, díky čemuž se v podřádu Polyphaga téměř nevyskytují dobří plavci (výjimkou jsou např. vodomilové tribů Berosini a

Hydrophilini). Většina akvatických skupin podřádu Polyphaga navíc postrádá adaptace nohou pro plavání (např. nemají plovacích chloupky nebo jich mají jen velmi málo, mají pohyblivé zadní kyčle), výjimkou jsou opět vodomilové tribu Hydrophilini. Z tohoto lze usoudit, že pro saprofágně se živící Polyphaga není rychlé plavání tak důležité, jako pro dravé Adephaga (Beutel & Komarek, 2004). V současnosti jsou nejlepšími plavci vírníkovití s velmi modifikovaným pohybovým ústrojím, tj. extrémně zkrácenýma veslovitýma středníma a zadníma nohama. Z dalších adaptací pro život na hladině u vírníkovitých lze zmínit oči rozdělené na spodní a svrchní část. Taková morfologická stavba těla se ovšem vyvinula vícekrát nezávisle a je tak pravděpodobně konvergenčí související s životem na hladině. Podobně byli totiž přizpůsobeni i zástupci vyhynulé čeledi Coptoclavidae, která byla zřejmě příbuzná dnešním čeledím nadčeledi Dytiscoidea (Beutel *et al.*, 2013).

Skupiny žijící v hygropetrických habitatech získaly v evoluci některé unikátní znaky. V rámci hygropetrických skupin Myxophaga došlo například k miniaturizaci těla a jeho zploštění. Podobné adaptace se vyskytují i u larev vodnářovitých a Psephenidae, které žijí pod kameny nebo v případě Psephenidae na kamenech (Beier, 1948, 1950; podle Beutela *et al.*, 1999).

5.2. Adaptace sekundárně terestrických brouků

Při přesunech druhů z primárně akvatických skupin do terestrického prostředí došlo především k výrazným redukčním. Mezi takové redukce patří například redukce plovacích chloupků na nohách u sekundárně terestrických hydradephágních druhů (např. *Geodessus kejvali* Balke & Hendrich, 1996; Balke & Hendrich, 1996) i druhů podřádu Polyphaga. Příkladem mohou být někteří havajští zástupci rodu *Limnoxenus* Motschulsky, 1853 čeledi Hydrophilidae. Nejprve u nich díky přesunu do hygropetrických habitatů došlo k částečné redukci dorzálních plovacích chlupů na chodidlech a poté k jejich úplné ztrátě při přesunu mimo vodní prostředí. Podobně došlo u těchto druhů i k postupné redukci křídel (Short & Lieberr, 2007).

Z dalších redukcí je možno jmenovat částečnou ztrátu hydrofobního ochlupení terestrických skupin vodomilů. V mnoha (ale ne všech) terestrických liniích vodomilů došlo rovněž ke ztrátě trichobothrií, u kterých se předpokládá, že mohou fungovat pro vnímání vlnění vodního prostředí. U vodních druhů v suchozemských skupinách (např. některé druhy

rodu *Cercyon* Leach, 1817) i přesto, že tyto druhy opět přešly do vodního prostředí (Short, 2009).

Sekundárně terestrické larvy vodomilů prodělaly adaptace související s životem v rozkládajícím se organickém materiálu. Jednou z redukcí je například redukce nohou larev žijících v exkrementech a listové hrabance. V těchto případech dochází od prostého zkrácení jednotlivých článků nohou až po snížení jejich počtu (např. *Sphaeridium* Fabricius, 1775: 5 článků => *Cercyon*: 3 články => *Oosternum* Sharp, 1882: 2 články=> *Cryptopleurum* Mulsant, 1844 – pouze malý lobus) (Archangelsky, 1999). Z dalších larválních adaptací pro život v rozkládajícím se organickém materiálu lze jmenovat asymetrické mandibuly a labroklypeus, redukci liguly či splynutí stemmat. Kromě morfologických adaptací se u larev žijících v takovém prostředí objevují i modifikace životního cyklu, zejména jeho zkrácení, jež je spojené s délkou životního cyklu larev dvoukřídlých, jimiž se larvy vodomilů živí. Podobně dochází i k snížení počtu kladených vajíček, což je pravděpodobně prevencí proti kompetici o omezený zdroj potravy mezi larvami (Archangelsky, 1999).

6. SPECIÁLNÍ HABITATY

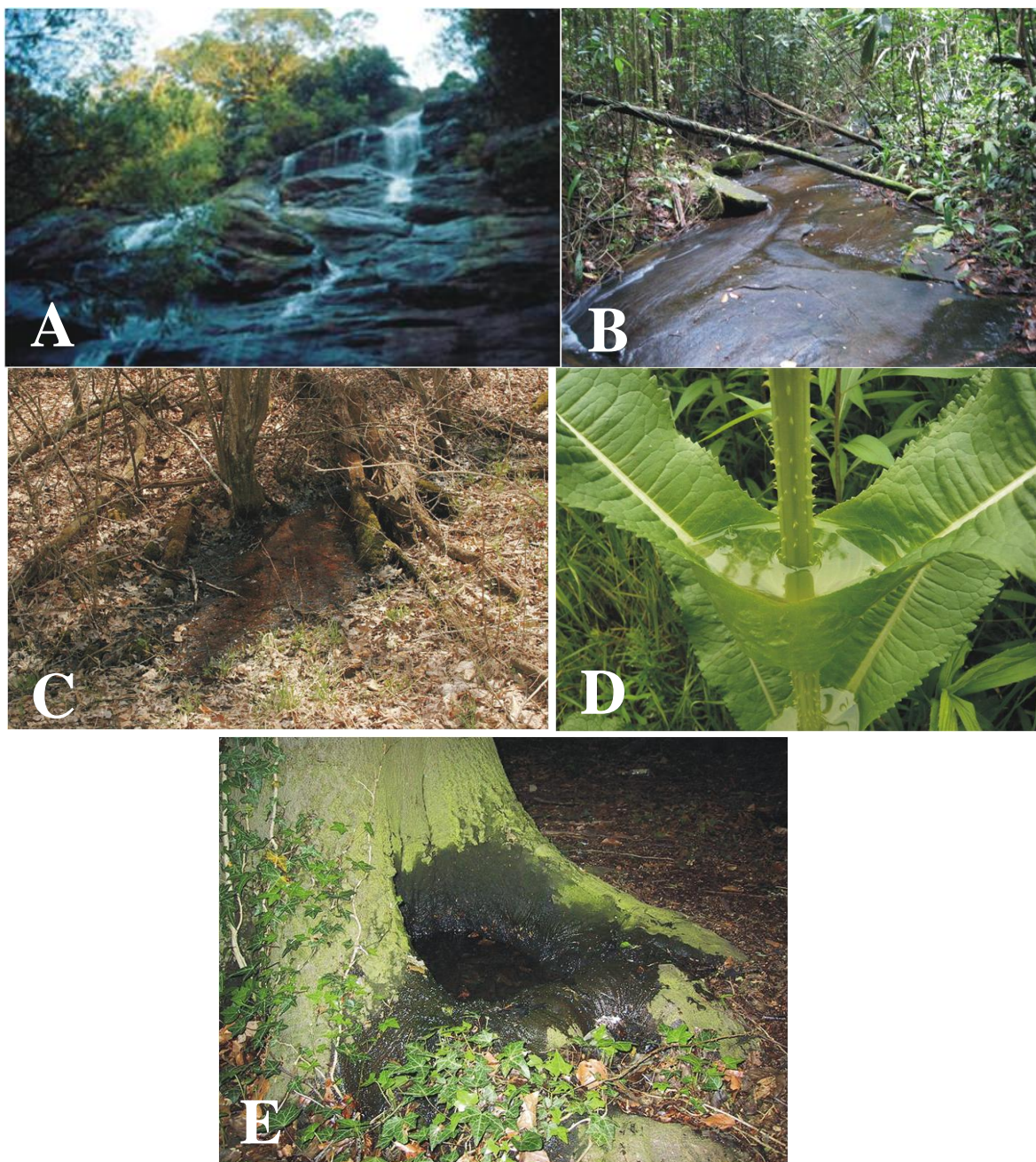
Kromě obvyklých vodních či terestrických habitatů obývají vodní brouci i některé zvláštní habitaty, jako jsou průsaky, fytotelmy nebo mršiny.

Hygropetrické habitaty a průsaky. Hygropetrické habitaty lze definovat jako povrchy s velmi tenkou vrstvou vody na skalnatém podkladu. Mezi takové patří například skály v blízkosti vodopádů, kde je tenký vodní film tvořen odstříkující vodou z toku. Podobně lze najít hygropetrické habitaty i v blízkosti rychle tekoucích potoků nebo v místech prosakující podzemní vody (obr. 7A,B,C). U druhů brouků obývajících taková prostředí došlo k miniaturizaci, zploštění a dalším adaptacím spojeným například se spásáním řasových nárostů. Mezi skupiny brouků žijící v hygropetrických habitatech a průsacích patří například *Myxophaga* (Torridicolidae, Hydroscaphidae) (Short *et al.*, 2010), *Adephaga* (Meruidae, Aspidytidae, někteří potápníci) (Ribera *et al.*, 2002b; Miller, 2012) . Z polyphágických skupin zde žijí některé druhy vodomilů (např. někteří Laccobiini a Acidocerinae) či vodanů (Gentili & Fikáček, 2009; Boukal *et al.*, 2007; Jäch, 2001).

Fytotelmy a dendrotelmy. Fytotelmy a dendrotelmy jsou vodní habitaty vzniklé akumulací vody v částech terestrických rostlin. Těmito částmi mohou být báze listů, květy, otevřené plody, prohlubně stonku nebo i spadané listy. Fytotelmy tvoří například bromélie či helikonie. Dendrotelmy se tvoří v dírách kmenů různých stromů (obr. 7D,E). Z akvatických skupin brouků, jež využívají fytotelmy, lze jmenovat mokřadníkovité, vodomilovité (např. někteří Megasternini) (Campos & Fernández, 2011) či některé potápníkovité (Campos & Fernández, 2011).

Podzemní vody. Podzemní vody lze nalézt v místech, jako jsou jeskyně či prameny. Jelikož se jedná o habitaty s permanentní absencí světla, jsou zde žijící druhy často slepé. Druhy brouků žijící zde jsou rovněž často nepigmentovaní a drobní. Navíc pravděpodobně tyto druhy žijí ve vodě ve všech stádiích. V podzemních vodách se vyskytují například někteří Noteridae (např. rod *Phreatodytes* Uéno, 1957 : Kato *et al.*, 2010) nebo někteří potápníci (např. rod *Psychopomporus* Jean *et al.*, 2012: Jean *et al.*, 2012).

Rozkládající se organický materiál. Díky často vysokému obsahu vody či vysoké vlhkosti se jedná o habitaty na pomezí vodního a suchozemského prostředí. Mezi takové habitaty patří například mršiny, exkrementy obratlovců nebo listová hrabanka v lesích s vysokou vlhkostí. Pro brouky, jejichž larvy se vyvíjí v takto dočasném prostředí, jsou nutné určité adaptace, jako je kupříkladu zkrácení životního cyklu, menší počet kladených vajíček nebo redukce nohou (Archangelsky, 1999). Z brouků, jež sekundárně přešly do terestrických habitatů, se v takových prostředích vyskytují např. larvy a dospělci vodomilů (podčeleď Sphaeridiinae) (Short & Fikáček, 2013).



Obrázek 7: Příklady neobvyklých habitatů obývaných brouky. A, B – hygropetrické habitaty,
C – průsak, D – fytotelma, E – dendrotelma.

7. Závěr

V této práci jsem shrnul hlavní poznatky týkající se přesunů mezi terestrickými a akvatickými habitaty v evoluci brouků.

Z uvedených skutečností vyplývá, že původním pro jednotlivé podřády je terestrický styl života. K jedinému přesunu do akvatického prostředí pravděpodobně došlo v podřádech Myxophaga a Adephaga. V podřádu Polyphaga došlo k přesunům do vodního prostředí vícekrát na sobě nezávisle. V řádu sekundárně došlo k návratům do terestrického prostředí ve všech třech podřádech (Polyphaga, Adephaga a Myxophaga).

Jedním z problémů v pochopení průběhu habitatových přesunů v evoluci brouků je nedostatečná znalost fylogeneze některých skupin. Tento problém je patrný především v nadčeledi Byrrhoidea, jejíž fylogeneze nebyla doposud detailně zkoumána. Podobné problémy však existují i na nižší taxonomické úrovni (tribus, rod) v rámci mnoha dalších čeledí vodních brouků. Dalším závažným problémem je neznalost bionomie mnohých druhů či celých skupin (např. larvy Limnichidae).

V této práci byl kladen důraz především na nadčeď Hydrophiloidea. V návaznosti na problematiku habitatových přesunů bude i má práce na diplomové práci na katedře zoologie Přírodovědecké fakulty Univerzity Karlovy. Diplomová práce se bude zabývat fylogenetickými vztahy v rámci tribu Coelostomatini, ve kterém se kromě terestrických vyskytují i akvatické rody vodomilů. Tato problematika je dílčí částí projektu, jenž by měl osvětlit habitatové přesuny v čeledi Hydrophilidae.

8.PŘEHLED LITERATURY

ALARIE, Y.; BEUTEL, R. G.; WATTS, CH. H. S. (2004) Larval morphology of three species of Hygrobiidae (Coleoptera: Adephaga: Dytiscoidea) with phylogenetic considerations. *European Journal of Entomology*, 101: 293-312.

ALARIE, Y.; BILTON, D. T. (2005) Larval morphology of Aspidytidae (Coleoptera: Adephaga) and its phylogenetic implications. *Annals of the Entomological Society of America*, 98.4: 417-430.

ALARIE, Y.; SHORT, A. E. Z.; GARCIA, M.; JOLY, L. (2011) Larval morphology of Meruidae (Coleoptera: Adephaga) and its phylogenetic implications. *Annals of the Entomological Society of America*, 104.1: 25-36.

ANTON, E.; BEUTEL, R. G. (2004) On the Head Morphology and Systematic Position of *Helophorus* (Coleoptera: Hydrophiloidea: Helophoridae). *Zoologischer Anzeiger-A Journal of Comparative Zoology*, 242.4: 313-346.

ARCHANGELSKY, M. (1998) Phylogeny of Hydrophiloidea (Coleoptera: Staphyliniformia) using characters from adult and preimaginal stages. *Systematic Entomology*, 23.1: 9-24.

ARCHANGELSKY, M. (1999) Adaptations of immature stages of Sphaeridiinae (Staphyliniformia, Hydrophiloidea: Hydrophilidae) and state of knowledge of preimaginal Hydrophilidae. *The Coleopterists' Bulletin*, ročník 64-79.

ARCHANGELSKY, M. (2001) A new Neotropical species of *Spercheus* Kugelann, and its larval stages (Coleoptera, Hydrophiloidea: Spercheidae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 36.3: 199-204.

ARNDT, E.; BEUTEL, R. G.; WILL, K. (2005). 7.8. Carabidae Latreille, 1802. Pp. 119-146. In: BEUTEL, R. G. & LESCHEN R. A. B. (eds). *Handbook of Zoology. Coleoptera, Beetles*. Volume 1: Morphology and systematics (Archostemata, Adephaga, Myxophaga, Polyphaga partim). Walter de Gruyter, Berlin-New York, 567 pp.

BALKE, M.; HENDRICH, L. (1996) A new species of the terrestrial water beetle genus *Geodessus* Brancucci (Coleoptera: Dytiscidae), sieved from leaf litter in Southern India. *Aquatic Insects*, 18.2: 91-99.

BALKE, M.; RIBERA, I.; BEUTEL, R. G. (2005) The systematic position of Aspidytidae, the diversification of Dytiscoidea (Coleoptera, Adephaga) and the phylogenetic signal of third codon positions. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 43.3: 223-242.

BALKE, M., RIBERA, I.; BEUTEL, R. G.; VILORIA, A.; GARCIA, M.; VOGLER, A. P. (2008) Systematic placement of the recently discovered beetle family Meruidae (Coleoptera: Dytiscoidea) based on molecular data. *Zoologica Scripta*, 37.6: 647-650.

BERNHARD, D.; SCHMIDT, C.; KORTE, A.; FRITZSCH, G.; BEUTEL, R. G. (2006) From terrestrial to aquatic habitats and back again—molecular insights into the evolution and

phylogeny of Hydrophiloidea (Coleoptera) using multigene analyses. *Zoologica Scripta*, 35.6: 597-606.

BERNHARD, D.; RIBERA, I.; KOMAREK, A.; BEUTEL, R. G. (2009) Phylogenetic analysis of Hydrophiloidea (Coleoptera: Polyphaga) based on molecular data and morphological characters of adults and immature stages. *Insect Systematics & Evolution*, 40.1: 3-41.

BEUTEL, R. G. (2005). 7.9. Rhysodidae Laporte, 1840 (=Rhysodini s. Bell). Pp. 146-152 . In: BEUTEL, R. G. & LESCHEN R. A. B. (eds). *Handbook of Zoology. Coleoptera, Beetles*. Volume 1: Morphology and systematics (Archostemata, Adephaga, Myxophaga, Polyphaga partim). Walter de Gruyter, Berlin-New York, 567 pp.

BEUTEL, R. G. (2005). 1. Systematic position, basal branching pattern and early evolution. Pp. 1-10 . In: BEUTEL, R. G. & LESCHEN R. A. B. (eds). *Handbook of Zoology. Coleoptera, Beetles*. Volume 1: Morphology and systematics (Archostemata, Adephaga, Myxophaga, Polyphaga partim). Walter de Gruyter, Berlin-New York, 567 pp.

BEUTEL, R. G., ARCE-PEREZ, R. (2005). 6.3. Sphaeriusidae Erichson, 1845 (Jäch 1999)(= Microsporidae). Pp. 48-49. In: BEUTEL, R. G. & LESCHEN R. A. B. (eds). *Handbook of Zoology. Coleoptera, Beetles*. Volume 1: Morphology and systematics (Archostemata, Adephaga, Myxophaga, Polyphaga partim). Walter de Gruyter, Berlin-New York, 567 pp.

BEUTEL, R. G., & ARNDT, E. (2005). 7.7. Trachypachidae C. G. Thomson, 1857. Pp. 115-119. In: BEUTEL, R. G. & LESCHEN R. A. B. (eds). *Handbook of Zoology. Coleoptera, Beetles*. Volume 1: Morphology and systematics (Archostemata, Adephaga, Myxophaga, Polyphaga partim). Walter de Gruyter, Berlin-New York, 567 pp.

BEUTEL, R. G.; ANTON, E.; JÄCH, M. A. (2003) On the evolution of adult head structures and the phylogeny of Hydraenidae (Coleoptera, Staphyliniformia). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 41.4: 256-275.

BEUTEL, R. G.; BALKE, M.; STEINER, W. E. (2006) The systematic position of Meruidae (Coleoptera, Adephaga) and the phylogeny of the smaller aquatic adephagan beetle families. *Cladistics*, 22.2: 102-131.

BEUTEL, R. G., BO, W.; JING-JING, T.; SI-QIN, G.; DONG, R.; XING-KE, Y. (2012) On the phylogeny and evolution of Mesozoic and extant lineages of Adephaga (Coleoptera, Insecta). *Cladistics*.

BEUTEL, R. G.; HAAS, A. (1998) Larval head morphology of *Hydroscapha natans* (Coleoptera, Myxophaga) with reference to miniaturization and the systematic position of Hydroscaphidae. *Zoomorphology*, 118.2: 103-116.

BEUTEL, R. G.; KOMAREK, A. (2004) Comparative study of thoracic structures of adults of Hydrophiloidea and Histeroidea with phylogenetic implications (Coleoptera, Polyphaga). *Organisms Diversity & Evolution*, 4.1: 1-34.

BEUTEL, R. G.; LESCHEN, R. A. B. (2005) Handbook of Zoology, Vol. IV, Part 38, Coleoptera, Beetles. Vol. 1: Morphology and Systematics (Archostemata, Adephaga, Myxophaga, Polyphaga partim). Walter de Gruyter, Berlin-New York, 567 pp.

BEUTEL, R. G.; MADDISON, D. R.; HAAS, A. (1999) Phylogenetic analysis of Myxophaga (Coleoptera) using larval characters. *Systematic Entomology*, 24.2: 171-192.

BEUTEL, R. G.; RIBERA, I.; BININDA-EMONDS, O. R. P. (2008) A genus-level supertree of Adephaga (Coleoptera). *Organisms Diversity & Evolution*, 7.4: 255-269.

BEUTEL, R. G., & ROUGHLEY, R. E. (2005). 7.1. Gyrinidae, Latreille, 1810. Pp. 55-64. In: BEUTEL, R. G. & LESCHEN R. A. B. (eds). *Handbook of Zoology. Coleoptera, Beetles*. Volume 1: Morphology and systematics (Archostemata, Adephaga, Myxophaga, Polyphaga partim). Walter de Gruyter, Berlin-New York, 567 pp.

BO, W.; PONOMARENKO, A. G.; HAICHUN, Z. (2010) Middle Jurassic Coptoclavidae (Insecta: Coleoptera: Dytiscoidea) from China: a good example of mosaic evolution. *Acta Geologica Sinica-English Edition*, 84.4: 680-687.

BOCÁKOVÁ, M.; BOCÁK, L.; HUNT, T.; TERA-VÄINEN, M.; VOGLER, A. P. (2007) Molecular phylogenetics of Elateriformia (Coleoptera): evolution of bioluminescence and neoteny. *Cladistics*, 23.5: 477-496.

BOUKAL, D. S.; BOUKAL, M.; FIKÁČEK, M.; HÁJEK, J.; KLEČKA, J.; SKALICKÝ, S.; ŠTASTNÝ, J.; TRÁVNÍČEK, D. (2007) Catalogue of water beetles of the Czech Republic (Coleoptera: Sphaeriidae, Gyrinidae, Haliplidae, Noteridae, Hygrobiidae, Dytiscidae, Helophoridae, Georissidae, Hydrochidae, Spercheidae, Hydrophilidae, Hydraenidae, Scirtidae, Elmidae, Dryopidae, Limnichidae, Heteroceridae, Psephenidae). *Klapalekiana*, 43: 1-289.

BRANCUCCI, M. (1985) A review of the biology and structure of *Geodessus besucheti* Brancucci (Coleoptera, Dytiscidae). *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 137: 29-32.

BRANCUCCI, M.; HENDRICH, L. (2010) Dytiscidae: *Typhlodessus monteithi* BRANCUCCI, 1985, redescription and notes on habitat and sampling circumstances (Coleoptera). In: JÄCH M. A; BALKE M. (eds): Water Beetles of New Caledonia, volume 1. *Monographs on Coleoptera* 3: 263-269.

BROWN, H. P.; MURVOSH, Ch. M. (1974) A revision of the genus *Psephenus* (water-penny beetles) of the United States and Canada (Coleoptera, Dryopoidea, Psephenidae). *Transactions of the American Entomological Society (1890-)*, 100.3: 289-340.

CAMPOS, R. E.; FERNÁNDEZ, L. A. (2011) Coleopterans associated with plants that form phytotelmata in subtropical and temperate Argentina, South America. *Journal of Insect Science*, 11.

CATERINO, M. S.; HUNT, T.; VOGLER, A. P. (2005) On the constitution and phylogeny of Staphyliniformia (Insecta: Coleoptera). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 34.3: 655-672.

COSTA, C.; VANIN S. A.; IDE, S. (2005). 18.8. Cneoglossidae Guérin-Méneville, 1843. Pp. 518-521. In: BEUTEL, R. G. & LESCHEN R. A. B. (eds). *Handbook of Zoology. Coleoptera*,

Beetles. Volume 1: Morphology and systematics (Archostemata, Adephaga, Myxophaga, Polyphaga partim). Walter de Gruyter, Berlin-New York, 567 pp.

DELGADO, J. A.; ARCHANGELSKY, M. (2005) Description of the larval stages of *Gymnochthebius jensenhaarupi* and phylogenetic analysis of the relationships with other species of the subfamily Ochthebiinae (Coleoptera: Hydraenidae). *European Journal of Entomology*, 102.2: 231.

DELGADO, J. A.; PALMA, R. L. (2004) Larval stages of *Podaena latipalpis* from New Zealand and phylogenetic relationships of the subfamily Orchymontiinae based on larval characters (Insecta: Coleoptera: Hydraenidae). *New Zealand Journal of Zoology*, 31.4: 327-342.

DETTNER, K. (2005a). 7.3. Noteridae Thomson, 1857. Pp. 72-81. In: BEUTEL, R. G. & LESCHEN R. A. B. (eds). *Handbook of Zoology. Coleoptera, Beetles*. Volume 1: Morphology and systematics (Archostemata, Adephaga, Myxophaga, Polyphaga partim). Walter de Gruyter, Berlin-New York, 567 pp.

DETTNER, K. (2005b). 7.5. Hygrobiidae Régimbart, 1879. Pp. 85-90. In: BEUTEL, R. G. & LESCHEN R. A. B. (eds). *Handbook of Zoology. Coleoptera, Beetles*. Volume 1: Morphology and systematics (Archostemata, Adephaga, Myxophaga, Polyphaga partim). Walter de Gruyter, Berlin-New York, 567 pp.

EDWARDS, J. G. Observations on the Biology of Amphizoidae. (1954) *The Coleopterists' Bulletin*, 8.1: 19-24.

ENDRÖDY-YOUNGA, S. (1997) Microsporidae (Coleoptera: Myxophaga), a new family for the African continent. *Annals of the Transvaal Museum* 36(23): 309–311.

FALAMARZI, S.; PÜTZ, A.; HEIDARI, M.; NASSERZADEH, H. (2010) Confirmed occurrence of *Hydroscapha granulum* in Iran, with notes on its biology (Coleoptera: Myxophaga: Hydroscaphidae). *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae*, 50: 97-106.

FERNANDES, A. S.; HAMADA, N. (2012) Description and notes on the bionomics of a new species of *Potamophilops* Grouvelle, 1896 (Coleoptera: Elmidae: Larainae), from the Cerrado biome in Brazil. *Journal of Natural History*, 46.11-12: 717-727.

FIKÁČEK, M. (2010) Hydrophilidae: The genus *Chaetarthria* Stephens—description of a new species from New Caledonia and notes on *C. nigerrima* (Blackburn) from Australia (Coleoptera). In: JÄCH M. A; BALKE M. (eds): Water Beetles of New Caledonia, volume 1. *Monographs on Coleoptera* 3: 263-269.

FIKÁČEK, M. (2012) A new species of leaf-litter inhabiting *Georissus* from Borneo (Coleoptera: Hydrophiloidea: Georissidae). *Zootaxa*, 3316: 63-68.

FIKÁČEK, M.; BARCLAY, M. V. L.; PERKINS, P. D. (2011) Two new species of the *Epimetopus mendeli* species group and notes on its adult and larval morphology (Coleoptera: Hydrophiloidea: Epimetopidae). *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae*, 51: 477-504.

FIKÁČEK, M.; DELGADO, J. A.; GENTILI, E. (2012) The Hydrophiloid beetles of Socotra Island (Coleoptera: Georissidae, Hydrophilidae). In: HÁJEK J.; BEZDĚK J. (eds): Insect

biodiversity of the Socotra Archipelago. *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae*, 2012, 52 supplementum 2: 107-130.

FIKÁČEK, M.; FALAMARZI, S. (2010) *Georissus persicus* sp. nov. from Iran, with notes on the West-Palaearctic species of the *G. laesicollis* group (Coleoptera: Georissidae). *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae*, 50: 107-116.

FIKÁČEK, M.; LESCHEN, R. A. B.; NEWTON, A. F.; GUNTER, N. (2012) *Horelophus walkeri* rediscovered: adult morphology and notes on biology (Coleoptera: Hydrophilidae). *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae*, 52.1: 129-146.

FIKÁČEK, M.; PROKIN, A.; ANGUS, R. B.; PONOMARENKO, A.; YUE, Y.; REN, D.; PROKOP, J. (2012) Phylogeny and the fossil record of the Helophoridae reveal Jurassic origin of extant hydrophiloid lineages (Coleoptera: Polyphaga). *Systematic Entomology*, 37.3: 420-447.

FIKÁČEK, M.; MINOSHIMA, Y.; VONDRÁČEK, D.; GUNTER, N.; LESCHEN, R. A. B. (2013). Morphology of adults and larvae and integrative taxonomy of Gondwanan genera *Tormus* and *Afrotormus* (Coleoptera: Hydrophilidae). *Acta Entomologica Nationalis Pragae* 53(1), v tisku.

FINNI, G. R.; SKINNER, B. A. (1975) The Elmidae and Dryopidae (Coleoptera: Dryopoidea) of Indiana. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 388-395.

FLOWERS, R. W.; SHEPARD, W. D.; MERA, R. T. (2010) A new species of *Lepicerus* (Coleoptera: Lepiceridae) from Ecuador. *Zootaxa*, 2639: 35-39.

FOLKERTS, G. W. (1979) *Spanglerogyrus albiventris*, a primitive new genus and species of Gyrinidae (Coleoptera) from Alabama. *The Coleopterists' Bulletin*, 1-8.

GENTILI, E.; FIKÁČEK, M. (2009) Taxonomic notes on *Laccobius*, subgenus *Glyptolaccobius*, with new records and description of four new species (Coleoptera: Hydrophilidae). *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae*, 49: 607-623.

Grimaldi D, Engel MS. 2005. Evolution of the insects. New York: Cambridge University Press.

HÁJEK, J. (2008) A Taxonomic Review of the Callirhipidae (Insecta: Coleoptera: Elateriformia) of the Afrotropical Region. In: *Annales Zoologici*. Museum and Institute of Zoology, Polish Academy of Sciences, p. 567-572.

HÁJEK, J.; FIKÁČEK, M. (2008) A review of the genus *Satonius* (Coleoptera: Myxophaga: Torridincolidae): taxonomic revision, larval morphology, notes on wing polymorphism, and phylogenetic implications. *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae*, 48.2: 655-676.

HANSEN, M. (1991) The hydrophiloid beetles: phylogeny, classification and a revision of the genera (Coleoptera, Hydrophiloidea). *Biologiske Skrifter* 40: 1-367.

HAWLITSCHKE, O.; HENDRICH, L.; BALKE, M. (2012) Molecular phylogeny of the squeak beetles, a family with disjunct Palearctic-Australian range. (2012) *Molecular phylogenetics and evolution*, 62.1: 550-554.

HAYASHI, F. (1995) *Eulichas incisicollis* (Coleoptera: Eulichadidae), an important decomposer of leaf litter in Asian tropical stream communities. *Report of the Suwa Hydrobiological Station, Shinshu University* 9: 25–28.

HECKSCHER, Ch. M. (2010) Delaware *Photuris* Fireflies (Coleoptera: Lampyridae): New State Records, Conservation Status, and Habitat Associations. *Entomological News*, 121.5: 498-505.

HERNANDO, C.; AGUILERA, P.; RIBERA, I. (2004) *Hydrocyphon gereckeii* sp. n. from Morocco (Coleoptera: Scirtidae). *Linzer Biologische Beiträge*, 36: 389-392.

HERNANDO, C.; RIBERA, I. (2005). 18.5. Limnichidae Erichson, 1846. Pp. 512-518. In: BEUTEL, R. G. & LESCHEN R. A. B. (eds). *Handbook of Zoology. Coleoptera, Beetles*. Volume 1: Morphology and systematics (Archostemata, Adephaga, Myxophaga, Polyphaga partim). Walter de Gruyter, Berlin-New York, 567 pp.

HUNT, T., BERGSTEN, J.; LEVKANIČOVÁ, Z.; PAPADOPULOU, A.; ST. JOHN, O.; WILD, R.; HAMMOND, P. M.; AHRENS, D.; BALKE, M.; CATERINO, M. S.; GÓMEZ-ZURITA, J.; RIBERA, I.; BARRACLOUGH, T. G.; BOCÁKOVÁ, M.; BOCÁK, L.; VOGLER, A. P. (2007) A comprehensive phylogeny of beetles reveals the evolutionary origins of a superradiation. *Science*, 318.5858: 1913-1916.

IDE, S.; COSTA, C.; VANIN, S. A. (2005). 18.4. Lutrochidae Kasap & Crowson, 1975. Pp. 508-512. In: BEUTEL, R. G. & LESCHEN R. A. B. (eds). *Handbook of Zoology. Coleoptera, Beetles*. Volume 1: Morphology and systematics (Archostemata, Adephaga, Myxophaga, Polyphaga partim). Walter de Gruyter, Berlin-New York, 567 pp.

JÄCH, M. (2001) Ochthebius s. str. LEACH in Indonesia and Australia (Coleoptera: Hydraenidae). *Koleopterologische Rundschau*, 71, 101-104.

JÄCH, M. A.; BALKE, M. (2008) Global diversity of water beetles (Coleoptera) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595.1: 419-442.

JÄCH, M. A.; BEUTEL R. G.; DELGADO, J. A.; DÍAZ, J. A. (2005). 11.1. Hydraenidae Mulsant, 1844. Pp. 224-251. In: BEUTEL, R. G. & LESCHEN R. A. B. (eds). *Handbook of Zoology. Coleoptera, Beetles*. Volume 1: Morphology and systematics (Archostemata, Adephaga, Myxophaga, Polyphaga partim). Walter de Gruyter, Berlin-New York, 567 pp.

JEAN, A.; TELLES, N. D.; GIBSON, J. R.; FOLEY, D.; MILLER K. B. (2012) Description of a New Genus and Species of Stygobiontic Diving Beetle, *Psychopomporus felipi* Jean, Telles, and Miller (Coleoptera: Dytiscidae: Hydroporinae), from the Edwards-Trinity Aquifer System of Texas, USA. *The Coleopterists' Bulletin*, 66.2: 105-110.

JENG, M. (2007) Description of *Luciola aquatilis* sp. nov., a new aquatic firefly (Coleoptera: Lampyridae: Luciolinae) from Thailand. *Zootaxa*, 1611: 55-62.

JOHNSON, P. J. (2005). 18.1. Byrrhidae Latreille, 1804. Pp. 469-471. In: BEUTEL, R. G. & LESCHEN R. A. B. (eds). *Handbook of Zoology. Coleoptera, Beetles*. Volume 1: Morphology and systematics (Archostemata, Adephaga, Myxophaga, Polyphaga partim). Walter de Gruyter, Berlin-New York, 567 pp.

KATO, M.; KAWAKITA, A.; KATO, T. (2010) Colonization to aquifers and adaptations to subterranean interstitial life by a water beetle clade (Noteridae) with description of a new *Phreatodytes* species. *Zoological science*, 27.9: 717-722.

KODADA, J.; JÄCH, M. A. (2005). 18.3. Dryopidae Bilberg, 1820 (1817). Pp. 496-508. In: BEUTEL, R. G. & LESCHEN R. A. B. (eds). *Handbook of Zoology. Coleoptera, Beetles*. Volume 1: Morphology and systematics (Archostemata, Adephaga, Myxophaga, Polyphaga partim). Walter de Gruyter, Berlin-New York, 567 pp.

KORTE, A.; RIBERA, I.; BEUTEL, R. G.; BERNHARD, D. (2004) Interrelationships of Staphyliniform groups inferred from 18S and 28S rDNA sequences, with special emphasis on Hydrophiloidea (Coleoptera, Staphyliniformia). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 42.4: 281-288.

LAWRENCE, J. F. (2005a). 15.1. Decliniidae Nikitsky *et al.*, 1994. Pp. 431-433. In: BEUTEL, R. G. & LESCHEN R. A. B. (eds). *Handbook of Zoology. Coleoptera, Beetles*. Volume 1: Morphology and systematics (Archostemata, Adephaga, Myxophaga, Polyphaga partim). Walter de Gruyter, Berlin-New York, 567 pp.

LAWRENCE, J. F. (2005b). 15.4. Scirtidae Fleming, 1821. Pp. 443-450. In: BEUTEL, R. G. & LESCHEN R. A. B. (eds). *Handbook of Zoology. Coleoptera, Beetles*. Volume 1: Morphology and systematics (Archostemata, Adephaga, Myxophaga, Polyphaga partim). Walter de Gruyter, Berlin-New York, 567 pp.

LAWRENCE, J. F.; ŚLIPÍŃSKI, A.; SEAGO, A. E.; THAYER, M. K.; NEWTON, A. F.; MARVALDI, A. E. (2011) Phylogeny of the Coleoptera based on morphological characters of adults and larvae. *Annales Zoologici* 61.1: p. 1-217.

LESAGE, L.; HARPER, P. P. (1976) Notes on the life history of the toed-winged beetle *Anchytarsus bicolor* (Melsheimer)(Coleoptera: Ptilodactylidae). *The Coleopterists' Bulletin*, 233-238.

LESCHEN, R. A. B. (2005a). 15.2. Eucinetidae Fischer, 1821. Pp. 438-443. In: BEUTEL, R. G. & LESCHEN R. A. B. (eds). *Handbook of Zoology. Coleoptera, Beetles*. Volume 1: Morphology and systematics (Archostemata, Adephaga, Myxophaga, Polyphaga partim). Walter de Gruyter, Berlin-New York, 567 pp.

LESCHEN, R. A. B. (2005b). 15.3. Clambidae Lacordaire, 1857. Pp. 433-438. In: BEUTEL, R. G. & LESCHEN R. A. B. (eds). *Handbook of Zoology. Coleoptera, Beetles*. Volume 1: Morphology and systematics (Archostemata, Adephaga, Myxophaga, Polyphaga partim). Walter de Gruyter, Berlin-New York, 567 pp.

LÖBL, I. (1995) New species of terrestrial *Microsporus* from the Himalaya (Coleoptera: Microsporidae). *Entomologische Blätter*, 91.3: 129-138.

MADDISON, D. R.; MOORE, W.; BAKER, M. D.; ELLIS, T. M.; OBER, K. A.; CANNONE, J. J.; GUTELL, R. R. (2009) Monophyly of terrestrial adephagan beetles as indicated by three nuclear genes (Coleoptera: Carabidae and Trachypachidae). *Zoologica scripta*, 38.1: 43-62.

- MAIER, C. A.; IVIE, M. A.; JOHNSON, J. B.; MADDISON, D. R. (2010) A New Northern-Most Record for the Family Hydroscaphidae (Coleoptera: Myxophaga), with Description of a New Nearctic Species. *Coleopterists' Bulletin*, 64.4: 289-302.
- MENDE, M.; BISTRÖM, O.; MEICHSSNER, E.; KÖLSCH, G. (2010) The aquatic leaf beetle *Macrolea mutica* (Coleoptera: Chrysomelidae) in Europe: Population structure, postglacial colonization and the signature of passive dispersal. *European Journal of Entomology*, 107.1: pp. 101–113
- MILLER, K. B. (2012) *Petrodessus conatus* sp. n., a new genus and species of Bidessini from hygropetric habitats in tropical Australia (Coleoptera: Dytiscidae: Hydroporinae). *Zootaxa*, 3242: 62-67.
- MILLER, K. B. (2013) *Notomicrus josiahi*, a new species of Noteridae (Coleoptera) from Venezuela. *Zootaxa*, 3609.2: 243–247.
- NAVARRETE-HEREDIA, J. L.; CORTÉS-AGUILAR, J.; BEUTEL, R. G. (2005) New findings on the enigmatic beetle family Lepiceridae (Coleoptera: Myxophaga). *Entomologische Abhandlungen*, 62.2: 193-201.
- RIBERA, I.; BEUTEL, R. G.; BALKE, M.; VOGLER, A. P. (2002) Discovery of Aspidytidae, a new family of aquatic Coleoptera. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 269.1507: 2351-2356.
- RIBERA, I.; CASTRO, A.; HERNANDO, C. (2010) *Ochthebius (Enicocerus) aguilerai* sp. n. from central Spain, with a molecular phylogeny of the Western Palaearctic species of *Enicocerus* (Coleoptera, Hydraenidae). *Zootaxa*, 2351: 1–13
- RIBERA, I.; HERNANDO, C. (1998) Description of *Limnebius miliarii* sp. n. (Insecta: Coleoptera: Hydraenidae) from the Sierra de Alcaraz (Southeast Spain). *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien*, 100: 199.
- RIBERA, I.; HERNANDO, C. (1999) Taxonomic revision of the genus *Platypelochares* Champion (Coleoptera: Limnichidae). *Koleopterologische Rundschau*, 69: 103-110.
- RIBERA, I.; HOGAN, J. E.; VOGLER, A. P. (2002) Phylogeny of hydradephagan water beetles inferred from 18S rRNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 23.1: 43-62.
- RIBERA, I.; MILLÁN, A. (1999) Description of *Ochthebius (Asiobates) irenae* sp. n. (Coleoptera: Hydraenidae) from the Iberian Peninsula, with Notes on its Ecology. *Aquatic Insects*, 21.2: 147-152.
- RIBERA, I.; SCHÖDL, S.; HERNANDO, C. (1997) *Enochrus ater* (Kuwert) and *E. salomonis* (Sahlberg) (Coleoptera: Hydrophilidae), two widespread but overlooked species new to the European fauna. *Hydrobiologia*, 354.1-3: 183-188.
- SHEPARD, W. D.; ROUGHLEY, R. E.; PORRAS, W. (2005) The natural history of *Lepicerus inaequalis* Motschulsky (Coleoptera: Myxophaga: Lepiceridae) in Costa Rica, and additional morphological descriptions. *Folia Entomológica Mexicana*, 44: 97-105.

SHORT, A. E. Z. (2009) Description of *Micramphiops* gen. n. from Madagascar (Coleoptera: Hydrophilidae). *Koleopterologische Rundschau*, 79: 189-195.

SHORT, A. E. Z.; FIKÁČEK, M. (2013) Molecular Phylogeny, Evolution, and Classification of the Hydrophilidae (Coleoptera). *Systematic Entomology*, accepted.

SHORT, A. E. Z.; JOLY, L. J.; GARCÍA, M. (2010) Discovery of the skiff beetle genus *Yara* Reichardt and Hinton (Coleoptera: Myxophaga: Hydroscaphidae) in Venezuela, with description of a new species. *The Coleopterists' Bulletin*, 64.2: 151-156.

SHORT, A. E. Z.; LIEBHERR, J. K. (2007) Systematics and biology of the endemic water scavenger beetles of Hawaii (Coleoptera: Hydrophilidae, Hydrophilini). *Systematic Entomology*, 32.4: 601-624.

SHULL, V. L.; VOGLER, A. P.; BAKER, M. D.; MADDISON, D. R.; HAMMOND, P. M. (2001) Sequence alignment of 18S ribosomal RNA and the basal relationships of adephagan beetles: evidence for monophyly of aquatic families and the placement of Trachypachidae. *Systematic Biology*, 50.6: 945-969.

SPANGLER, P. J. (1961) Notes on the biology and distribution of *Sperchopsis tessellatus* (Ziegler) (Coleoptera: Hydrophilidae). *The Coleopterists' Bulletin*, 15.4: 105-112.

SPANGLER, P. J. (1974) The Rediscovery of *Cylorygmus lineatopunctatus* (Coleoptera: Hydrophilidae: Sphaeridiinae: Rygmodini). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 47(2): 244-248.

SPANGLER, P. J. A (1979) New Genus of Water Scavenger Beetle from Chile (Coleoptera: Hydrophilidae: Sphaeridiini). *The Coleopterists' Bulletin*, 303-308.

SPANGLER, P. J. (1980a) A new species of *Ytu* from Brazil (Coleoptera: Torridincolidae). *The Coleopterists' Bulletin*, 34(2): 145-158

SPANGLER, P. J. (1980b) Chelonariid larvae, aquatic or not?(Coleoptera: Chelonariidae). *The Coleopterists' Bulletin*, 30(3): 105-114.

SPANGLER, P. J. (1996) Four new stygobiontic beetles (Coleoptera: Dytiscidae; Noteridae; Elmidae). *Insecta Mundi*, 10, 241-259.

SPANGLER, P. J.; SANTIAGO-FRAGOSO, S. (1987) A revision of the Neotropical aquatic beetle genera *Disersus*, *Pseudodisersus*, and *Potamophilops* (Coleoptera: Elmidae). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 528:1-74.

SPANGLER, P. J.; STEINER, W. E. (2005) A new aquatic beetle family, Meruidae, from Venezuela (Coleoptera: Adephaga). *Systematic Entomology*, 30.3: 339-357.

STEINER, W. E.; STAINES, C. L.; MCCANN, J. M.; HELLMAN, J. L. (2003) The Seth Forest water scavenger beetle, a new species of *Hydrochus* (Coleoptera: Hydrophiloidea: Hydrochidae) from the Chesapeake-Delmarva Region. *The Coleopterists' Bulletin*, 57.4: 433-443.

VANIN S. A.; COSTA, C.; IDE, S.; BEUTEL, R. G. (2005). 18.6. Heteroceridae MacLeay, 1825. Pp. 518-521. In: BEUTEL, R. G. & LESCHEN R. A. B. (eds). *Handbook of Zoology. Coleoptera, Beetles*. Volume 1: Morphology and systematics (Archostemata, Adephaga, Myxophaga, Polyphaga partim). Walter de Gruyter, Berlin-New York, 567 pp.

VAN TASSELL, E. R. (1963) A new *Berosus* from Arizona, with a key to the Arizona species (Coleoptera, Hydrophilidae). *The Coleopterists' Bulletin*, 1-5.

VAN VONDEL, B. J. (2005). 7.2. Haliplidae Aubé, 1836. Pp. 64-72. In: BEUTEL, R. G. & LESCHEN R. A. B. (eds). *Handbook of Zoology. Coleoptera, Beetles*. Volume 1: Morphology and systematics (Archostemata, Adephaga, Myxophaga, Polyphaga partim). Walter de Gruyter, Berlin-New York, 567 pp.

ZHANG, Z. (2011) Animal biodiversity: an outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness. *Zootaxa*, 3148, 1–237.

ZHANG, Z.; STOUT, M. J.; SHANG, H.; POUSSON, R. C. (2006) Adaptations of Larvae and Pupae of the Rice Water Weevil, *Lissorhoptrus oryzophilus* Kuschel (Coleoptera: Curculionidae), to Living in Flooded Soils. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 79.2: 176-183.

YOUNG, F. N. (1985) A key to the American species of *Hydrocanthus* Say, with descriptions of new taxa (Coleoptera: Noteridae). *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 90-98.